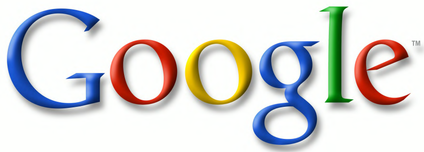



PROPERTY OF
University of
Michigan
Libraries
1817
ARTES SCIENTIA VERITAS

Handbuch der Pflanzenanatomie

unter Mitwirkung zahlreicher Fachmänner herausgegeben von

K. Linsbauer

Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und
Vorstand des pflanzenphysiolog. Inst. d. Universität Graz

II. Abteilung 1. Teil: Thallophyten

Band VI

[Teilband 1a]

Bakterien und Strahlenpilze

von

Dr. Rudolf Lieske

a. o. Professor der Universität Heidelberg

Mit 65 Textfiguren

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1922

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

Vorwort

Eine zusammenfassende Darstellung über unsere Kenntnisse vom Bau der Bakterien und Strahlenpilze zu schreiben ist zur Zeit eine undankbare Aufgabe. Es ist sicher, daß unsere Auffassung von den niedersten Lebewesen, wie sie heute in Lehrbüchern und größeren Handbüchern dargestellt ist, in vielen Punkten nicht mehr einwandfrei ist. In letzter Zeit sind verschiedene Untersuchungen veröffentlicht worden, die geeignet sind, unsere Anschauungen über die Morphologie und Biologie der Bakterien und anderer niederer Lebewesen sehr wesentlich umzugestalten. Ein bestimmtes Stadium der Bakterienforschung ist jetzt abgeschlossen, die nächsten Jahre werden sicher ganz neue Gesichtspunkte bringen.

Im Folgenden ist im wesentlichen das dargestellt, was wir über den Bau der Bakterien und Strahlenpilze sicher wissen. Eine Anzahl neuester Forschungen (Sexualität, Symplasma, Pleomorphismus usw.), deren Ergebnisse noch nicht einwandfrei nachgeprüft wurden, konnten nur kurz erwähnt werden. Mögen die Ausführungen dazu beitragen, daß auch Fachbiologen sich wieder mehr mit dem wissenschaftlich und praktisch so außerordentlich wichtigen Gebiete beschäftigen, auf dem in den letzten zwanzig Jahren in erster Linie von Medizinern hervorragende Erfolge erzielt wurden.

Leverkusen bei Köln, Juni 1922

Rudolf Lieske

Bakterien

Inhaltsverzeichnis:

Seite

Historische Einleitung 1
System der Bakterien 2
Äußere Gestalt der Bakterienzelle 6
Zellverbände 7
Die Größenverhältnisse der Bakterien 7
Die Zellmembran 9
Kapsel- und Schleimbildung 11
Das Cytoplasma 13
Vakuolen 16
Geißeln 16
Der Zellkern 20
Reservestoffe 27
Kohlehydrate 28
Fette 29
Reserveeiweiß (Volutin) 30
Farbstoffe 31
Zellteilung 32
Fortpflanzungsorgane 33
Endosporen 34
Keimung der Endosporen 37
Arthrosporen und Exosporen 39
Gonidien und Schwärmsporen 40
Filtrierbare Vira 42
Das symplastische Entwicklungsstadium der Bakterien 43
Die sexuelle Fortpflanzung 46
Die Eisenbakterien 48
Die Schwefelbakterien 52
Die Purpurbakterien 55
Die Mycobakterien 58
Pleomorphismus und Variabilität 59
Literatur 62

Historische Einleitung

Bakterien sind Lebewesen von so kleinen Dimensionen, daß das menschliche Auge nicht imstande ist, sie ohne besondere Hilfsmittel wahrzunehmen. Die Kenntnis derselben war daher abhängig von der Entwicklung der optischen Instrumente. Daß es kleinste Organismen geben könnte, die besonders als Krankheitserreger eine wichtige und gefürchtete Rolle spielen, wurde schon im Altertum vermutet, aber erst sehr viel später gelang es, dieselben wirklich zu beobachten.

Der erste, der Bakterien tatsächlich gesehen hat, dürfte wohl ATHANASIUS KIRCHER gewesen sein, der Mitte des 17. Jahrhunderts mit Hilfe eines von ihm selbst hergestellten Vergrößerungsglases faulende Flüssigkeiten untersuchte und fand, daß dieselben von kleinsten Lebewesen

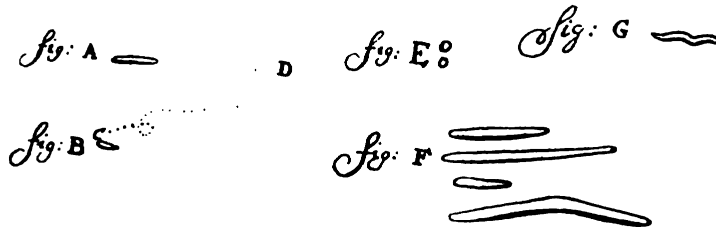


Fig. 1. Erste Abbildung von Bakterien in LEEUWENHOEKs *Arcana naturae detecta*.

wimmelten. Im Jahre 1683 wurden von ANTONIUS VAN LEEUWENHOEK, der die damals üblichen Vergrößerungsgläser mit großem Geschick wesentlich vervollkommnet hatte, zum ersten Male Bakterien näher beschrieben und abgebildet (s. Fig. 1). Seine Beschreibungen und Abbildungen lassen erkennen, daß er die Hauptformen der Bakterien, Kokken, Stäbchen und Spirillen richtig beobachtet hatte.

Mit fortschreitender Entwicklung des Mikroskops gestaltete sich allmählich die Bakteriologie zu einer Wissenschaft von größter praktischer Bedeutung. Von älteren Forschern, die sich um die Kenntnis der Bakterien besondere Verdienste erworben haben, seien hier nur genannt FRIEDRICH MÜLLER (1786), der zuerst die Namen *Bacillus, Spirillum* und *Vibrio* einführte, und EHRENBERG (1838), ein hervorragender Erforscher der mikroskopischen Lebewelt, der zahlreiche auffällige Bakterienformen näher beschrieben und benannt hat. FERDINAND COHN (1870) bezeichnete zuerst die gesamte Organismengruppe mit dem Namen „Bakterien" und gab ihr die systematische Stellung, die sie heute noch einnimmt.

Die Lehre von der Urzeugung und vom Pleomorphismus der niederen Organismen hemmte anfangs stark die genaue Kenntnis der einzelnen Formen. Von ausschlaggebender Bedeutung für die Entwicklung der modernen Bakteriologie waren daher die hervorragenden Untersuchungen

von LOUIS PASTEUR, der 1862 die Lehre von der Urzeugung einwandfrei widerlegte, und von ROBERT KOCH, der 1876 den Erreger des Milzbrandes isolierte und dessen Kulturmethoden die modernen Forschungen erst ermöglichten.

Die heute vorhandene, von einem einzelnen kaum noch zu übersehende Literatur über Bakterien beschäftigt sich vorwiegend mit physiologischen und praktischen Fragen. Die Wirkung der Bakterien als Krankheitserreger und ihre Bedeutung für Landwirtschaft und Technik spielen im menschlichen Leben eine so wesentliche Rolle, daß ein genaues Studium der Bakterien in dieser Richtung von größtem praktischen Werte ist.

Die äußere Gestalt und der innere Bau der Bakterien, Fragen, die von großem biologischen Interesse sind, die aber naturgemäß weniger praktische Bedeutung haben, sind in der Literatur bisher verhältnismäßig wenig erörtert worden. Die Lösung wichtiger Fragen scheitert bei der sehr geringen Größe der Bakterien häufig an der Unzulänglichkeit der derzeit zur Verfügung stehenden technischen und optischen Hilfsmittel. Von neueren Werken, die zusammenfassende Darstellungen über den Bau der Bakterien geben, seien genannt: MIGULA, System der Bakterien, Handbuch der Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Bakterien, Jena 1897, 1900; LEHMANN und NEUMANN, Bakteriologische Diagnostik, 6. Aufl., München 1920; KOLLE und WASSERMANN, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen, II. Aufl., Jena 1913. Eine sehr gute Zusammenfassung ist das 1912 erschienene Buch von BENECKE: Bau und Leben der Bakterien. Die Arbeit, die dem vorliegenden Thema am nächsten kommt und die in vielen Punkten eine erschöpfende Darstellung vom Bau der Bakterien gibt, ist das vorzügliche Buch von A. MEYER, Die Zelle der Bakterien, Jena 1912. Als neueste Zusammenfassung über die Morphologie der Bakterien sei noch die Arbeit von LÖHNIS: Studies upon the Life Cycles of the Bacteria, Washington 1921, erwähnt, eine sehr interessante Arbeit, deren Bedeutung sich zurzeit noch nicht übersehen läßt, da bisher nur der 1. Teil (Literaturzusammenstellung) erschien. Auf die genannten Werke, in denen die ältere Literatur vollständig angeführt ist, mußte im folgenden häufig hingewiesen werden. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über die Morphologie der Bakterien soll in vorliegender Zusammenfassung dargestellt werden.

System der Bakterien

Als Grundlage für eine genauere Besprechung der einzelnen Organismen ist es zunächst notwendig, die als „Bakterien" bezeichneten Lebewesen von anderen Organismen abzugrenzen und ihre Stellung im System der Organismen festzulegen. Weiter wird es notwendig sein, die einzelnen Formen der verschiedenen Bakterien zu gewissen Gruppen zusammenzufassen.

Über die historische Entwicklung der Bakteriensystematik finden sich ausführliche Angaben in: MIGULA, System der Bakterien, so daß von einer näheren Besprechung hier abgesehen werden kann. Nur die Hauptdaten und wichtigsten Arbeiten seien hier angeführt.

Nachdem es gelungen war, mit Hilfe des Mikroskops Bakterien wirklich zu sehen, war damit über die Natur dieser Lebewesen noch

wenig bekannt. Die lebhafte Bewegung der meisten Formen veranlaßte wohl die meisten älteren Beobachter, die Bakterien für niedere Tiere zu halten, sie werden in den meisten ersten Beschreibungen als „animalcula" bezeichnet. Daß es sich um pflanzliche Gebilde handeln könnte, wurde anfangs überhaupt nicht in Erwägung gezogen. Als erster hat wohl der Botaniker COHN (1854) bestimmt ausgesprochen, daß die meisten Bakterien, vielleicht auch alle, zu den Pflanzen zu rechnen seien, und daß sie nahe verwandt mit den niederen Pilzen (bezw. Algen) wären. Der noch heute gebräuchliche Ausdruck Schizomyceten = Spaltpilze für Bakterien wurde von ihm eingeführt. Wesentlich für die weitere Entwicklung der Bakteriensystematik waren weiterhin die Arbeiten von NÄGELI (1857) und HALLIER (1866, 1867/68), die in der Hauptsache einen wesentlichen Rückschritt darstellten. Durch sie wurde die Lehre vom Pleomorphismus niederer Lebewesen begründet und gefördert, eine Lehre, die sich später als falsch erwies. Die zurzeit herrschende Ansicht, daß man bei Bakterien und anderen niederen Lebewesen genau wie bei höheren Pflanzen und Tieren festbegrenzte „Arten" unterscheiden müßte, bedarf nach den neuesten Forschungen allerdings wieder einer gewissen Einschränkung zugunsten der Lehre vom Pleomorphismus, da sich durch exakte Forschungen herausgestellt hat, daß sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen eine erbliche Änderung der morphologischen und physiologischen Eigenschaften von Mikroorganismen vollziehen kann.

Eine exakte Widerlegung der Lehre vom Pleomorphismus im Sinne NÄGELIS sprach zuerst COHN (1872) aus, der damit wieder eine feste Grundlage für die Bakteriensystematik geschaffen hat. Er betont richtig, daß die einzelnen Bakterienformen sich nicht ineinander überführen lassen und daß die Bakterien mit den Tieren keine Verwandtschaft besitzen. Nach den Arbeiten COHNS ist vor allem die grundlegende Arbeit ROBERT KOCHS „Über die Ätiologie des Milzbrandes" zu erwähnen, in der zum ersten Male der Entwicklungsgang einer Bakterienspecies einwandfrei verfolgt wird. Die von KOCH angegebenen Kulturmethoden bildeten die Grundlage für die gesamte moderne Bakterienforschung.

Daß die Bakterien besondere Lebewesen sind, die ähnlich den höheren Pflanzen und Tieren einen festumgrenzten Formenkreis bilden, ist seit den Versuchen von ROBERT KOCH außer allen Zweifel gestellt. Eine weitere Erörterung bedarf aber noch die Frage, welche Stellung die Bakterien im Organismenreiche einnehmen, wo sie in der phylogenetischen Entwicklungsreihe der Lebewesen ihren Platz finden.

COHN (1854) versuchte als erster zu beweisen, daß die Bakterien nahe verwandt seien mit den Blaualgen. ZOPF (1885) schloß sich später der Ansicht COHNS an. BÜTSCHLI (1883—87) weist auf eine Verwandtschaft der Bakterien mit den Flagellaten hin. Diesem schließt sich KLEIN (1889) an, der die Bakteriensporen mit den Flagellatencysten für identisch hielt. KLEBS (1893) nahm ebenfalls nahe Verwandtschaftsbeziehungen der Bakterien mit den Flagellaten an. A. FISCHER (1897) bezeichnete die Bakterien als niederste Gruppe der „Protisten" und sprach die Vermutung aus, daß sowohl Flagellaten als Cyanophyceen sich aus den Bakterien entwickelt haben. BREFELD (1891) endlich vertrat die Ansicht, daß die Bakterien als reduzierte Pilze aufzufassen seien, auch MIGULA (1897) scheint diese Ansicht zu teilen.

Eine genaue Besprechung und Kritik der angegebenen Beispiele findet sich bei A. MEYER (1912) zusammengestellt, der annimmt, daß Bakterien und Pilze von einer gemeinsamen Urform (Pilz-Schizomycetenstamm) abzuleiten sind, der seinerseits wieder von einem „Florideen-Hauptstamm" herstammen soll.

Nach meinen Untersuchungen würden für den hypothetischen „Pilz-Schizomycetenstamm" MEYERS sehr gut die Strahlenpilze einzusetzen sein, wieweit diese mit den Florideen verwandt sind, ist aber schwer zu sagen. Es scheint mir nicht zweckmäßig, weitere Erörterungen über die phylogenetische Stellung der Bakterien anzustellen, solange nicht einwandfreie Beweise (Ontogenesis, Paläontologie) vorliegen. Nach unseren bisherigen Kenntnissen steht jedenfalls fest, daß die Bakterien sowohl mit den Pilzen als auch mit den Blaualgen nahe verwandt sind.

Für die Gruppierung der einzelnen Bakterienformen wurden von den verschiedensten Autoren Systeme vorgeschlagen. Am meisten Beachtung verdienen die von A. MEYER und MIGULA. Das System von A. MEYER ist auf Grund der neuesten Forschungsergebnisse, die aber noch nicht in allen Fällen fest begründet sind, aufgestellt. Es spielt in diesem System z. B. die Begeißelung von Bakterienformen eine Rolle, die von MEYER und seinen Schülern beschrieben wird, deren Vorhandensein aber durch neuere Forschungen sehr zweifelhaft gemacht wurde. Unzweckmäßig und gegen den jetzt eingebürgerten Gebrauch verstoßend ist ferner die Bezeichnung *Bacillus* für Stäbchen mit peritricher Begeißelung, während die unbegeißelten Formen *Bacterium* genannt werden sollen. Die roten schwefelhaltigen und schwefelfreien Bakterienformen dürften vorläufig besser nach biologischen als nach rein äußeren Merkmalen zusammengestellt werden.

Das System von MIGULA, das bisher die weiteste Verbreitung und Anwendung gefunden hat, muß mit geringen Abänderungen noch heute als zweckmäßig angesehen werden. Die Einreihung der Gattung *Spirochaeta* in die Familie der Spirillaceen ist nicht zweckmäßig, die Spirochäten gehören wohl in eine ganz andere Organismengruppe, ihre nahe Verwandtschaft mit den echten Bakterien ist zum mindesten zweifelhaft. Zu streichen ist ferner die unter den Chlamydobakterien angeführte Gattung *Streptothrix*. Als *Streptothrix* werden in der Literatur meist Strahlenpilze bezeichnet, die von MIGULA als *Streptothrix* angeführten Mikroorganismen sind wohl teils Strahlenpilze, teils gehören sie in die Gruppe von *Leptothrix* Kützing. Den Namen *Leptothrix* in *Clamydothrix* umzuwandeln liegt kein Grund vor. Die Schwefelbakterien sind von den Chlamydobakterien abzutrennen und am besten als besondere Gruppe zu behandeln. Solange nicht eingehende morphologische Untersuchungen über die Schwefelbakterien vorliegen, dürfte es am zweckmäßigsten sein, die einzelnen Gattungen trotz ihrer äußeren Unterschiede zu zwei Gruppen, den weißen und roten Schwefelbakterien (Beggiatoaceen und Rhodobacteriaceen) zusammenzufassen. Die schwefelfreien Purpurbakterien könnten vielleicht zunächst als Untergruppe der Rhodobacteriaceen aufgefaßt werden. Man sollte bestrebt sein, das Bakteriensystem möglichst zu vereinfachen, vor allem muß vermieden werden, für noch wenig bekannte und ungenügend untersuchte Formen neue Gattungen aufzustellen. Mit den bisher über die Bakterienmorphologie vorliegenden Untersuchungen läßt sich ein restlos befriedigendes System nicht fest-

setzen, bis zur Erreichung dieses Zieles ist noch eine sehr umfangreiche und schwierige wissenschaftliche Arbeit erforderlich. Vorläufig erscheint es zweckmäßig, das System MIGULAS mit einigen Abänderungen etwa wie folgt beizubehalten:

I. Coccaceae

Zellen in freiem Zustande kugelrund, Teilung durch eine, bezw. zwei oder mehrere senkrecht aufeinanderstehende Ebenen. Sporenbildung selten.

1. *Streptococcus:* Zellen teilen sich nur nach einer Richtung des Raumes und bilden, da sie nach der Teilung meist zusammenhängen bleiben, perlschnurartige Ketten. Keine Geißeln.
2. *Micrococcus:* Zellen teilen sich meist nach zwei Richtungen des Raumes, die Zellen ordnen sich zuweilen tafelförmig an, bilden aber meist unregelmäßige Haufen. Keine Geißeln.
3. *Sarcina:* Teilung durch mehrere, senkrecht aufeinanderstehende Ebenen, die Zellen ordnen sich paketförmig an. Keine Geißeln.
4. *Planococcus:* Teilung wie bei *Micrococcus*, Zellen begeißelt.
5. *Planosarcina:* Teilung wie bei *Sarcina*, Zellen begeißelt.

II. Bacteriaceae

Zellen kürzer oder länger, cylindrisch, gerade, nicht schraubig gekrümmt. Teilung nur senkrecht zur Längsachse.

1. *Bacterium:* Zellen ohne Endosporen, mit oder ohne Geißeln.
2. *Bacillus:* Zellen mit Endosporen, mit oder ohne Geißeln.

III. Spirillaceae

Zellen schraubig gewunden, Teilung nur senkrecht zur Längsachse.

1. *Spirillum:* Zellen mit polaren Geißelbüscheln, eine bis viele Schraubenwindungen.
2. *Vibrio:* Zellen nur wenig gekrümmt, eine polare Geißel.

IV. Chlamydobacteriaceae

Formen von sehr verschiedener Entwicklungsstufe, die einzelnen, kettenförmig aneinandergereihten Zellen werden von einer mehr oder weniger dicken Scheide umgeben. Hierher gehören die morphologisch noch unvollkommen untersuchten Gattungen Leptothrix, Crenothrix, Clonothrix und Cladothrix.

V. Thiobacteriaceae

Sehr verschieden gestaltete Bakterienformen, die Schwefel in Form von zähflüssigen Tröpfchen in ihren Zellen ablagern. Zellen farblos.

1. *Thiothrix*: Fäden an einem Ende festsitzend.
2. *Beggiatoa*: Fäden können kriechen.

VI. Rhodobacteriaceae

Purpurrot, Plasma gefärbt durch zwei Farbstoffe, das Bacteriopurpurin und Bacteriochlorin.

1. *Thiorhodobacteriaceae:* Zellen mit Schwefeltröpfchen.
2. *Athiorhodobacteriaceae:* Zellen ohne Schwefelspeicherung.

Es muß nochmals besonders betont werden, daß das vorstehend angegebene System lediglich einen Notbehelf darstellt. Bevor nicht genauere und umfassende morphologische Untersuchungen über die verschiedenen Bakterienformen vorliegen, erscheint es nicht zweckmäßig, das System weiter auszubauen. Von ausschlaggebender Bedeutung für eine moderne Bakteriensystematik ist das bisher von den Systematikern nur ganz ungenügend beachtete Kapitel der Variabilität der niederen Organismen, das künftig unbedingt als wichtigster Faktor berücksichtigt werden muß. Sicher ist, daß viele jetzt als Arten beschriebene Bakterien nur Entwicklungsformen anderer Species darstellen.

Äußere Gestalt der Bakterienzelle

Alle Bakterien sind einzellige Lebewesen. Auch die Formen, die normalerweise in Zellverbänden wachsen, bestehen aus Einzelzellen, von denen jede zu selbständigem Leben befähigt ist. Die Einzelzellen, die bei anderen niederen Organismen, z. B. Algen und Flagellaten, eine sehr auffällige Gestalt annehmen können, haben bei den Bakterien immer die denkbar einfachsten Formen. Die Bakterienzelle ist entweder kugelig gestaltet, oder es können längere oder kürzere Cylinder (Stäbchen) gebildet werden. Solche Stäbchen können schließlich bogenförmig oder spiralig gekrümmt sein. Damit ist der Formenkreis der Bakterienzelle erschöpft, wesentliche Abweichungen von den erwähnten Gestalten wurden bisher nicht beobachtet (s. Fig. 2).

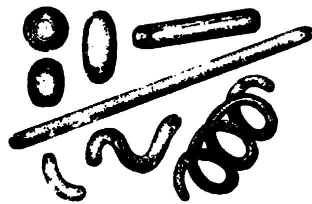


Fig. 2. Verschiedene Zellformen der Bakterien.

Die einzelnen Kugelbakterien, im allgemeinen als Kokken bezeichnet, können sich äußerlich nur durch ihre Größe unterscheiden, die Kugeln können größeren oder kleineren Durchmesser haben. Die cylindrischen Bakterien, meist als Stäbchen bezeichnet, unterscheiden sich durch Länge und Dicke der Zellen. Die gebogenen und spiralig gekrümmten Bakterien (Vibrionen und Spirillen) unterscheiden sich ebenfalls durch Länge und Dicke der Zellen, sowie durch die Größe des Krümmungsradius und die Zahl und Höhe der Schraubengänge. Wesentlich ist, daß zwischen den geschilderten Grundformen alle denkbaren Übergänge beobachtet werden können.

Bei den Kokken kommen Abweichungen von der Kugelgestalt nur in seltenen Fällen vor. Beim *Micrococcus gonorrhoeae* z. B. sind die Einzelzellen an einer Seite etwas abgeplattet, die Zelle gleicht mehr einer Halbkugel. Bei *Streptococcus lanceolatus* ist die Kugel an einem Ende ebenfalls etwas abgeplattet, am anderen Ende findet sich eine kleine, spitze Erhebung.

Die Stäbchen, die ja schon durch ihre verschiedene Länge und Breite sehr stark variieren können, zeigen häufiger Abweichungen von der Form des Cylinders. Zunächst gibt es Formen, die von Kugeln nur wenig abweichen, die sogenannten Kurzstäbchen. Das bekannte *Bacterium prodigiosum* z. B. nimmt unter gewissen Kulturbedingungen Formen an, die von Kokken kaum zu unterscheiden sind, andrerseits

können die Stäbchen so lang werden, daß sie als Fäden bezeichnet werden müssen. — Ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal der Stäbchenbakterien sind die Enden der Zellen. Diese können durch gerade, auf der Längswand senkrecht stehende Wände begrenzt sein, sie können aber auch mehr oder weniger gewölbt oder abgerundet sein. Bei einzelnen Formen sind die Enden sogar zu mehr oder weniger langen Spitzen ausgezogen (*B. pneumoniae* Friedlaender, *B. fusiforme*).

Abgesehen von der verschiedenen Gestalt der Zellenden kommen zuweilen noch andere Abweichungen von der Form des Cylinders vor. Die Stäbchen können mehr oder weniger ausgeprägte Keulenform annehmen, durch Auftreibungen beider Enden können hantelförmige Zellen entstehen. durch Anschwellung der Stäbchen in der Mitte entsteht die sog. Spindelform.

Zellverbände

Viele Bakterien wachsen normalerweise nicht in Einzelzellen, sondern dadurch, daß nach der Teilung eine Anzahl von Zellen im Zusammenhang bleibt, in Zellverbänden. In allen solchen Fällen ist aber jede Einzelzelle für sich lebensfähig und imstande, sich weiter zu vermehren. — Durch Aneinanderliegen zweier Kokken entstehen Doppelkugeln (Diplokokken), sind die beiden Hälften nicht scharf getrennt, sondern nur durch eine mehr oder weniger tiefe Einschnürung abgegrenzt, spricht man von einer Semmel- oder Biskuitform. Kugelbakterien können ferner zu mehr oder weniger langen Reihen zusammengelagert sein, auch hierbei können die Kugeln mehr oder weniger scharf getrennt sein (Streptokokken und Torulaform). Liegen die Kugeln in unregelmäßigen Haufen zusammen, bezeichnet man sie als Haufenkokken oder Staphylokokken. In seltenen Fällen sind vier (bezw. ein Vielfaches von vier) Kugeln in einer Ebene zusammengelagert (Tetradenform), sind vier oder mehr Kugeln in körperlichem Verband (Würfelform), so spricht man von Sarcinen.

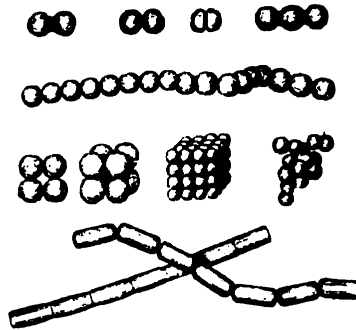


Fig. 3. Zellverbände der Bakterien (Diplokokken, Streptokokken, Tetrakokken, Sarcinen, Staphylokokken, Stäbchenketten).

Stäbchenbakterien behalten nach der Teilung zuweilen auch einen gewissen Zusammenhang, es entstehen Stäbchenketten (Streptobazillen). Endlich können Stäbchen so lang auswachsen, daß sie als Fäden bezeichnet werden müssen. Es ist in solchen Fällen oft nicht leicht zu entscheiden, ob es sich um echte, einheitliche, nicht durch Querwände geteilte Einzelzellen handelt oder ob der Faden nur durch fest zusammenhängende Stäbchen vorgetäuscht wird (s. Fig. 3).

Die Größenverhältnisse der Bakterien

Die Bakterien gehören zu den kleinsten Lebewesen, die bisher bekannt geworden sind. Auch die größten Formen derselben können als Einzelzellen mit bloßem Auge nicht wahrgenommen werden. Die

Zellen, aus denen der Körper höherer Pflanzen aufgebaut ist, sind in allen Fällen ganz wesentlich größer, unter den Algen gibt es z. B. Formen, deren Einzelzellen mehrere Centimeter, ja sogar mehrere Meter lang werden können. Die Riesen unter den Bakterien gehören in die Gruppe der Schwefelbakterien. *Beggiatoa mirabilis*, ein Organismus, der zuerst in dem schwefelwasserstoffhaltigen Schlamm der Kieler Bucht entdeckt wurde, kann weit über 100 μ lang und 50 μ breit werden. Die ernährungsphysiologisch interessanten, Eisen und Mangan speichernden Wasserorganismen *Crenothrix polyspora* und *Clonothrix fusca* haben Einzelzellen, die ungefähr 5—15 μ lang und 2—3 μ breit sind. Die von Gallertscheiden umhüllten Fäden dieser Organismen werden aber mehrere Centimeter lang. Die hier erwähnten Riesenformen haben aber noch keine unbestrittene Stellung im System der Organismen, sie stehen wohl den Algen näher als den echten Bakterien.

Zweifellos echte Bakterien haben wesentlich kleinere Dimensionen. Große Spirillen erreichen eine Dicke von 1,5 μ und eine Länge von 4 bis 8 μ. Die weitaus größte Zahl der Bakterien ist noch viel kleiner. Meistens beträgt ihr Durchmesser ungefähr 1 μ, die Länge der Stäbchen und Spirillen ist je nach den äußeren Kulturbedingungen sehr variabel, in den meisten Fällen kann man Längen von ungefähr 2—5 μ beobachten. — Sehr kleine Bakterienformen sind z. B. der Erreger der Influenza, der ungefähr 1 μ lang und 0,5 μ breit wird, der Erreger der Mäuseseptikämie ist 1 μ lang und 0,2 μ breit, *Spirillum parvum* erreicht eine Länge von 1—3 μ und ist nur 0,1—0,3 μ dick.

Interessant und von großer praktischer Bedeutung ist die Frage, ob es Organismen gibt, die noch kleiner als die letzterwähnten Formen sind. Bei Erörterung der Fragen ist zunächst zu berücksichtigen, daß Körper unter 0,2 μ Durchmesser auch mit den besten Mikroskopen nicht mehr direkt beobachtet werden können, es kommt für dieselben nur eine Untersuchung mit dem Ultramikroskop in Betracht, eine Methode, mit der der feinere Bau der Körper allerdings nicht festgestellt werden kann. Ferner müßten sich Bakterien von sehr kleinen Dimensionen durch Filterversuche nachweisen lassen, indem man Lösungen, in denen sich vermutlich sehr kleine Organismen befinden, durch Filterkerzen mit sehr engen Poren filtriert. Schließlich könnte man erwarten, daß solche kleine Bakterien ebenso wie die meisten größeren Formen auf festen Nährböden Kolonien bilden, die nach gewisser Zeit mit bloßem Auge oder doch wenigstens mit Hilfe des Mikroskopes erkennbar sein müßten. Es soll hier nur zusammenfassend erwähnt werden, daß alle Versuche in dieser Richtung bisher ergebnislos waren.

Auch theoretische Erwägungen machen das Vorhandensein ultramikroskopisch kleiner Bakterien unwahrscheinlich. Nach ERRERA (1906) ergibt sich aus der berechneten Größe der Eiweißmoleküle, daß Bakterien von weniger als 0,05 μ Durchmesser, deren Plasma natürlich Eiweiß enthalten muß, nur aus verhältnismäßig sehr wenigen (ungefähr 1000) Molekülen zusammengesetzt sein könnten, eine Tatsache, die gegen die Existenzfähigkeit solcher Organismen spricht. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam auch BERTHOLD (1909).

Diesen praktischen und theoretischen Erwägungen gegenüber besteht nun aber die Tatsache, daß es bestimmte Krankheitserreger gibt, die man bisher nicht als Organismen erkennen konnte, die sich aber in

ihrer Wirkung den Bakterien sehr ähnlich verhalten, und bei denen es nicht als ganz ausgeschlossen gelten kann, daß es sich um ultramikroskopische Organismen handelt. Hierher gehören z. B. der Erreger der Maul- und Klauenseuche, vielleicht auch der Erreger der jetzt so gefürchteten Grippe, als Ursache einer interessanten Pflanzenkrankheit sei erwähnt der Erreger der Mosaikkrankheit des Tabaks und anderer Kulturpflanzen.

Die Frage, ob es Bakterien gibt, die kleiner sind, als daß sie mit dem Mikroskop beobachtet werden könnten, ist jedenfalls bisher noch nicht einwandfrei entschieden worden. Wir können weder bestimmt behaupten, daß es solche Organismen gibt, noch haben wir sichere Beweise, die gegen ihr Vorhandensein sprächen. Hervorzuheben ist hierbei schließlich noch die Möglichkeit eines organischen Lebens in nicht fest begrenzter, vielleicht flüssiger Form (Symplasma). Über diese Frage wird an anderer Stelle näher berichtet.

Im folgenden seien als Beispiel die Größenverhältnisse einiger bekannter Bakterienformen angegeben:

Micrococcus gonorrhoeae . . .	Paar 0,8—1,6 μ lang,	0,6—0,8 μ breit
„ *luteus*		Durchm. 0,4—1,2 μ
„ *pyogenes (Staph. p. aureus)*		Durchm. 0,6—1 μ
Bacterium influenzae	Breite 0,4 μ	Länge 1,2 μ
„ *acidi lactici* . .	„ 0,4—0,6 μ	„ 0,6—2 μ
„ *pneumoniae* Friedlaender	„ 0,5—0,8 μ	„ 0,6—3,2 μ
„ *typhi*	„ 0,6—0,8 μ	„ 1—3,2 μ
„ *coli*	„ 0,4—0,6 μ	„ 2—4 μ
„ *dysenteriae* . .	„ 0,4—0,6 μ	„ 2—4 μ
„ *prodigiosum* . .	„ 0,5—0,8 μ	„ 0,5—1,0 μ
„ *pyocyaneum* . .	„ 0,4 μ	„ 1,4—6 μ
„ *vulgare* (Proteus)	„ 0,4—0,5 μ	„ 1,6—4 μ
Bacillus anthracis	„ 1—1,2 μ	„ 3—10 μ
„ *mycoides*	„ 0,8 μ	„ 1,6—3,6 μ
„ *vulgatus*	„ 0,8 μ	„ 1,6—5 μ
„ *tetani*	„ 0,5—0,8 μ	„ 1,2—3,6 μ
Vibrio cholerae	„ 0,4 μ	„ 2 μ
„ *parvus*	„ 0,1—0,3 μ	„ 1—3 μ
Spirillum rubrum	„ 0,6—0,8 μ	„ 1—16 μ oder länger
„ *volutans* . . .	„ 2—3 μ	„ 10—15 μ
Thiothrix nivea	„ 1,5—2,5 μ	„ unbegrenzt
Beggiatoa alba	„ 3—4 μ	„ „ .

Die angegebenen Größen beziehen sich auf normales Wachstum der Bakterien auf den üblichen Kulturböden. Schon bei geringen Abweichungen der Außenbedingungen können sehr wesentliche Änderungen der Größenverhältnisse eintreten.

Die Zellmembran

Alle Bakterien besitzen eine Zellmembran, die funktionell der Membran der Zellen höherer Pflanzen gleicht. Die Ansicht älterer Autoren

(z. B. MIGULA 1897, EISENBERG 1904, ZETTNOW 1899), daß die Bakterienmembran lediglich ein etwas dichteres Plasma darstelle, hat sich als unrichtig erwiesen. Trotzdem findet sich auch in manchen neueren Arbeiten die Membran noch als „Ektoplasma" bezeichnet.

Genaue Untersuchungen über die Membran der Bakterien wurden von A. MEYER (1912) beschrieben, der zugleich eine gute Übersicht über die ältere Literatur gibt. Er zeigte, daß man die Membran in vielen Fällen sichtbar machen kann durch Behandlung des frischen Bakterienmaterials mit Jodpräparaten. An jungen, eben aus der Spore entstandenen Schwärmern von *Bacillus asterosporus* trat die Membran deutlich hervor nach Zusatz von etwas 5—10prozentiger Salpeterlösung und nachträglichem Zufügen einer Spur von Jod-Jodkalium. Ferner konnte bei *B. tumescens* eine schwach blau gefärbte Membran beobachtet werden durch Einbringen von frischem Material in Chlorzinkjodlösung. Bei *B. pasteurianum* ließ sich schon durch Zusatz von Jod-Jodkalium



Fig. 4. *Bac. butyricus, Bac. typhi* und *Vibrio cholerae*, in 5 proz. Kochsalzlösung plasmolysiert. (Nach A. FISCHER.)

eine blau gefärbte Membran erkennen. In einigen Fällen wurde die Membran sichtbar durch Behandlung frischer Präparate mit Sudan- bezw. Methylenblau. A. MEYER gibt noch eine Anzahl weiterer Methoden an, mit denen die Sichtbarmachung der Membran gelingt. Wesentlich ist, daß sich nur lebendes oder frisches Material für die Untersuchungen eignet, Präparate, die auf die übliche Weise durch Antrocknen fixiert wurden, sind unbrauchbar.

Die chemische Beschaffenheit der Membran geht aus folgenden ebenfalls von A. MEYER beschriebenen Reaktionen hervor, die mit *B. tumescens* ausgeführt wurden. Die Membran ist nicht löslich in Kupferoxyd-Ammoniak und verd. Salzsäure, löst sich dagegen in konz. Schwefelsäure. Verdünnte Kalilauge (1 %) löst bei 28° in 8 Tagen nicht, bei 60° erst nach 3 Tagen. Fünfprozentige Schwefelsäure löst bei 85° die Membran vollständig innerhalb von 3—4 Stunden.

Bei vielen Bakterienarten gelingt es, die Membran an frischem, ungefärbten Material durch Plasmolyse sichtbar zu machen, in vielen Fällen, namentlich bei grampositiven Formen, ist das nicht möglich, da eine echte Plasmolyse auch in starken Salzlösungen nicht eintritt (s. Fig. 4). Namentlich bei Spirillen, die eine sehr zarte Membran besitzen, wurde von ZETTNOW (1897) angegeben, daß sie membranlos seien. ELLIS (1902) konnte dagegen später auch bei Spirillen eine Membran sicher nachweisen.

Kapsel- und Schleimbildung

Die Membran vieler Bakterien ist nach außen nicht scharf begrenzt, sie erscheint verquollen oder von einer mehr oder weniger konsistenten gallertigen Hülle umgeben. Ist die Gallerthülle scharf umgrenzt und von fester Konsistenz, bezeichnet man sie in der Praxis meist als Kapsel, bei weniger fester und undeutlich begrenzter Beschaffenheit derselben spricht man von Schleimbildung. Besonders wichtig ist zunächst, daß die Schleimhülle der Bakterien in den meisten Fällen kein unveränderliches Merkmal ist, die äußeren Wachstumsbedingungen sind für die Entstehung der Hülle von ausschlaggebender Bedeutung. Als bekanntes Beispiel sei erwähnt, daß der Milzbrandbazillus im allgemeinen im Blute

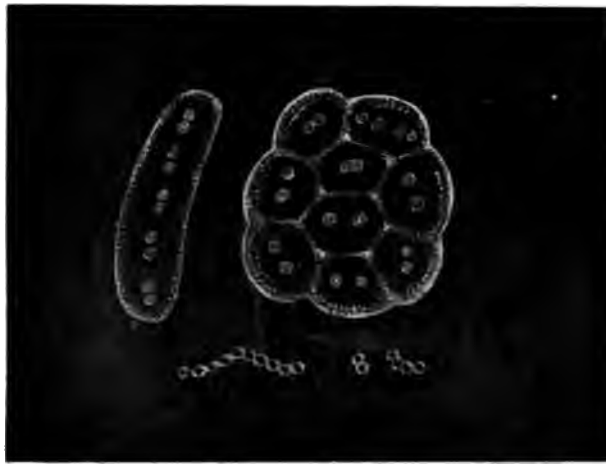


Fig. 5. *Streptococcus mesenteroides*, oben in zuckerhaltiger, unten in zuckerfreier Nährlösung kultiviert. Vergr. 1000. (Nach MIGULA.)

lebender Tiere oder Menschen sehr deutliche Kapseln ausbildet, während dieselben bei Kultur auf gewöhnlichen Nährböden sehr undeutlich werden bzw. ganz verschwinden. Andere rein saprophytische Bakterien bilden dicke Kapseln oder große Schleimmengen auf kohlehydrathaltigen Nährböden, während sie auf kohlehydratfreien Substraten zwar noch gut wachsen, aber keine Kapseln mehr bilden (s. Fig. 5 u. 6).

Die Frage, ob alle Bakterien unter gewissen Umständen Kapseln zu bilden vermögen, ist noch nicht endgültig zu beantworten. Jedenfalls haben nur ganz bestimmte Bakterienarten eine ausgesprochene Neigung zur Kapselbildung, während bei andern Formen Kapseln gar nicht oder nur sehr undeutlich zu erzielen sind. Die Möglichkeit, durch gewisse Kulturbedingungen auch bei solchen Formen gute Kapseln zu erhalten, ist damit natürlich nicht ausgeschlossen. Bei gewissen Wasserbakterien werden die einzelnen Bakterienzellen durch verzweigte Schleimmassen zusammengehalten, man spricht in diesem Falle von Zooglöenbildung (s. Fig. 7).

Am leichtesten ist das Vorhandensein einer Kapsel nachzuweisen an frischem Material, indem man die Bakterien in etwas feine Tusche oder Collargollösung (1 : 5) bringt. Die Kapsel erscheint dann als heller Hof um den eigentlichen Bakterienkörper. Die Schleimkapsel selbst ist in den auf die übliche Weise gefärbten Deckglaspräparaten meist nicht zu sehen. Sie besteht aus einer sehr stark wasserhaltigen Substanz, die naturgemäß beim Eintrocknen einen kaum merklichen Rückstand hinterläßt, der die üblichen Farbstoffe nicht oder fast nicht annimmt. Bringt man die Kapselbazillen in größerer Menge auf das Objektglas, so kann man in den getrockneten und gefärbten Präparaten das Vorhandensein einer Kapsel dadurch feststellen, daß die eigentlichen gefärbten Bakterienleiber in ganz bestimmten, regelmäßigen, durch die Dicke der Kapseln bedingten Abständen voneinander liegen. Für genauere Untersuchungen sind in der Literatur eine ganze Anzahl spezieller Färbemethoden angegeben, die in der Arbeit von A. MEYER (1912) zusammengestellt und eingehend besprochen sind.



Fig. 6. *Newskia ramosa,* die einzelnen Bakterien sitzen an den Enden eines großen Gallertlappens. (Nach FAMINTZIN.)

Mit der Schleimkapsel der Bakterien wurden folgende chemische Reaktionen angestellt. Bei *Streptococcus mesenteroides* und *B. tumescens* wurde mit Jod-Jodkalium keine Färbung beobachtet, dagegen tritt bei *B. pasteurianum* und *B. xylinum* Blaufärbung ein. Chlorzinkjod löst die Schleimschicht von *Str. mesenteroides*, bei *Sarcina ventriculi* wurde Violettfärbung beobachtet. Konzentrierte Schwefelsäure löst in allen Fällen die Schleimhülle sehr rasch, in starker Kalilauge tritt langsamere Lösung ein. Nach A. MEYER löst Kupferoxydammoniak die Hülle von *B. tumescens*, dagegen wurde weder in kaltem noch in kochendem Wasser eine Lösung beobachtet. Farbstoffe werden von der Schleimschicht gewöhnlich nicht angenommen, nur in einer Lösung von Methylviolett oder Magdalarot in 30prozentigem Alkohol wurde nach einigen Stunden eine Färbung beobachtet.



Fig. 7. Zoogloea aus Wasser mit faulenden Pflanzenteilen. Vergr. 800.

Über die chemische Zusammensetzung der Kapsel- und Schleimsubstanz ist zunächst zu bemerken, daß es sich bestimmt nicht in allen Fällen um die gleiche Verbindung handelt. Schwer zu entscheiden ist, ob die eigentliche Zellmembran und die Substanz der Kapsel aus dem gleichen chemischen Stoffe bestehen. Genaue Untersuchungen über diese Frage liegen bisher nicht vor.

Nach übereinstimmenden Befunden verschiedener Autoren kann aus den Bakterienkapseln durch Inversion Dextrose, Galaktose und Arabinose

entstehen, wir können daher annehmen, daß die Substanz derselben in der Hauptsache aus Anhydriden der Dextrose und Gelaktose besteht. Auch Pentosen und Hemicellulosen können an ihrem Aufbau teilnehmen. Chitin konnte bisher in der Membransubstanz nicht nachgewiesen werden.

Die Kapsel pathogener Bakterien (FRIEDLÄNDERscher Pneumoniebazillus) wurde in letzter Zeit von TOENNIESSEN (1920) näher untersucht. Er gibt an, daß die Kapselsubstanz ein Sekretionsprodukt der Bakterienzelle ist und aus „Galaktan" besteht, d. i. ein Polysaccharid der Galaktose und viel Wasser. Eiweißkörper ließen sich in der Gallerthülle nicht nachweisen.

Von speziellen Arbeiten über die Kapseln der Bakterien seien einige Beispiele angeführt. BINAGHI (1898) zeigte bei *B. mucosus*, *B. pneumoniae* Friedlaender und *Streptococcus lanceolatus*, daß dieselben bei Wachstum im menschlichen Organismus Kapseln bilden, nicht dagegen in künstlichen Kulturen. BONI (1900) wies Kapseln nach bei *Sarcina flava*, *S. alba*, *B. subtilis*, *mycoides*, *megatherium*, *acidi lactici*, *anthracis*, *coli*, *typhi*, *diphtheriae*, *pestis*, *Vibrio aquatilis*, *Staphylococcus pyogenes aureus* und anderen. BUERGER (1905) gibt an, daß beim Milzbrandbazillus auch in Agarkulturen eine Kapsel nachweisbar ist, daß dieselbe also nicht ausschließlich, wie andere Autoren angegeben hatten, im lebenden Körper gebildet wird. EISENBERG (1908), der wie anfangs ZETTNOW eine veraltete Auffassung der Bakterienzelle hat, indem er die gesamte Zelle als Kernsubstanz ansieht, gibt an, beim Milzbrandbazillus auf künstlichen Substraten niemals eine Kapsel beobachtet zu haben, und weist die Befunde von BONI, meist wohl mit Recht, als unzutreffend zurück.

Inwieweit die Kapsel- und Schleimbildung mit der von LÖHNIS (1921) als „Symplasmabildung" beschriebenen Erscheinung zusammenhängt, läßt sich z. Z. noch nicht übersehen.

Das Cytoplasma

Als Cytoplasma soll hier nur der zähflüssige, vorwiegend aus Eiweißstoffen bestehende Inhalt der Bakterienzelle mit Ausschluß der ergastischen Gebilde verstanden sein. Es fragt sich zunächst, ob das Cytoplasma homogen und strukturlos ist, oder ob eine bestimmte Differenzierung oder Struktur desselben erkennbar ist. Heute nur noch von historischem Interesse ist die Ansicht BÜTSCHLIS (1890, 1896), das Plasma habe Schaumstruktur oder sei wabig gebaut. Abbildungen von Bakterien, welche BÜTSCHLI gibt, lassen mit Sicherheit erkennen, daß die „Waben" nur normale Vakuolen sind, zum Teil handelt es sich auch um Strukturen, die durch im Plasma eingelagerte Fettröpfchen verursacht werden. MEYER (1912) vertritt die Ansicht, daß das Cytoplasma der Bakterienzelle für unsere z. Z. verfügbaren optischen Hilfsmittel völlig homogen ist, es ist physikalisch als ein Hydrohyl zu betrachten, ein zähflüssiges, homogenes, einphasiges Gebilde, dessen Struktur auch ultramikroskopisch nicht erkennbar ist.

Das Cytoplasma lebend zur Reaktion benutzter Bakterien färbt sich mit Jod-Jodkalium gelb bis braun. Mit Formol fixierte nicht angetrocknete Bakterien zeigen folgendes Verhalten des Plasmas: Verdünntes Methylenblau und Methylviolett färben stark blau, weniger gut färben

Safranin und Methylgrün. Fettfarbstoffe wie Dimethylamidoazobenzol. Sudan III und Alkannin färben dasselbe nicht, Neutralrot, Eosin und Säurefuchsin färben schlecht oder gar nicht, Fuchsin färbt sehr gut. In Eau de Javelle wird das Cytoplasma der Bakterien aufgelöst.

Zur Differenzierung der verschiedenen Bakterienspezies spielen zwei Färbemethoden eine wesentliche Rolle: Die Prüfung auf Gram-Färbbarkeit und Säurefestigkeit. Die Differenzierungen scheinen in beiden Fällen auf Verschiedenheiten des Cytoplasmas begründet zu sein, im zweiten Falle spielt vielleicht auch die Membran eine Rolle. Die Gramfärbung wird wie folgt ausgeführt: Das an ein Objektglas angetrocknete Bakterienmaterial wird über der Flamme fixiert und mit Anilinwasser-Gentianaviolett oder 1 % Methylviolett in wässeriger Lösung gefärbt. Hierauf wird LUGOLsche Lösung (Jod-Jodkalium 1 : 2 : 300) auf das Präparat gebracht. Nachdem dieselbe einige Zeit eingewirkt hat, wird das Präparat in absolutem Alkohol entfärbt. Die gramnegativen Bakterien entfärben sich im Alkohol in kurzer Zeit, die grampositiven behalten die blaue Farbe bei. Genauere Untersuchungen über die Gramfärbbarkeit wurden von NEIDE (1904) angestellt, er zeigte, daß bei den einzelnen Bakterienspezies die Entfärbung im Alkohol sehr verschieden lange dauern kann, und bezeichnete die zur Entfärbung nötige Zeit als „Gramdauer".

Nach BRUDNY (1908) sind im allgemeinen grampositive Bakterien nicht plasmolysierbar, während die nach den Angaben von A. FISCHER (1899) plasmolysierbaren Formen gramnegativ sind. Diese Angaben bedürfen jedoch einer genaueren Nachprüfung. Verschiedene Autoren geben an, daß grampositive Bakterien auch bei Erhitzen auf 75—90 Grad durch Trypsin nicht verdaut werden, während sonst gleich behandelte gramnegative Formen gelöst werden.

Das eigentliche Wesen der Gramfärbung ist bisher noch nicht einwandfrei aufgeklärt. Bei den grampositiven Bakterien scheint eine Doppelverbindung des Cytoplasmas mit dem Jod und dem blauen Farbstoff gebildet zu werden, die in Alkohol nicht löslich ist, während das Plasma der gramnegativen Formen diese Verbindung nicht bildet. Nach NEIDE (1904) und GRIMME (1902) sind besonders die fettspeichernden Formen grampositiv, während die Speicherung von Glycogen keinen Einfluß auf die Gramfärbbarkeit erkennen läßt. Es läßt sich aber leicht nachweisen, daß nicht etwa das Fett die Gramfärbung bedingt.

Wie die Gramfärbbarkeit dürfte auch die Säurefestigkeit der Bakterien durch gewisse Eigenschaften des Cytoplasmas bedingt sein. Die Färbmethode wurde seit ihrer Entdeckung durch EHRLICH (1882) mehrfach geändert, die Literatur hierüber ist von BERGER (1910) zusammengestellt. Heute führt man die Färbung am besten wie folgt aus: Am Objektglas angetrocknetes, über der Flamme fixiertes Bakterienmaterial wird mit konz. Carbolfuchsinlösung übergossen und hierauf über der Flamme bis zum Sieden erhitzt. Die Entfärbung wird mit 1 % Salzsäure-Alkohol oder mit verdünnten Mineralsäuren vorgenommen. Die meisten Bakterienformen geben bei dieser Behandlung die Farbe wieder ab, die Formen, welche die Farbe beibehalten, bezeichnet man als säurefest. Es muß aber hierbei betont werden, daß in der Literatur der Begriff „säurefest" sehr unbestimmt ist. Je nach der angewendeten Methode ist der Ausfall der Reaktion bei demselben Bakterienmaterial sehr

verschieden, aber auch Material aus ein und derselben Kultur kann, nach derselben Methode behandelt, verschieden reagieren. Eine Zusammenstellung der Literatur über die Säurefestigkeit findet sich bei GRIMME (1902).

Das Wesen der Säurefestigkeit ist ebenso wie das der Gramfärbbarkeit noch nicht vollständig aufgeklärt. Manche Autoren geben an, daß die Säurefestigkeit durch Behandlung des Bakterienmaterials mit Alkohol, Äther oder Xylol bedeutend abgeschwächt oder ganz aufgehoben wird. Andererseits wird z. B. von FONTES (1909) angegeben, daß mit Xylol, Alkohol, Äther und Chloroform nacheinander in einem Soxlethapparate behandelte Tuberkelbazillen in verdünnter Salpetersäure nicht entfärbt wurden. Es ergibt sich also mit Bestimmtheit, daß nach Herauslösen aller Fettbestandteile aus der Bakterienzelle dieselbe trotzdem säurefest bleiben kann.

Als wichtige Eigenschaft des Cytoplasmas der Bakterienzelle ist schließlich noch die Plasmolysierbarkeit zu erwähnen. Als erster hat ALFRED FISCHER (1894) gezeigt, daß die Bakterienzelle ebenso wie die Zelle höherer Pflanzen plasmolysierbar ist. In geeigneten Salzlösungen hebt sich das Cytoplasma deutlich von der Membran ab, der Plasmakörper kann bei der Plasmolyse zuweilen in mehrere getrennte Teile zerfallen, die durch dünne Fäden verbunden sein können. Eigentümlich ist, daß verschiedene Bakterienformen, auch wenn sie auf demselben Substrat gewachsen sind, sich in bezug auf Plasmolysierbarkeit sehr ungleich verhalten. Manche Formen sind sehr leicht plasmolysierbar, andere überhaupt nicht. Auch verschiedene Entwicklungsformen desselben Stammes können sehr abweichend reagieren. Meist lassen sich junge, eben aus der Spore entstandene Zellen besser plasmolysieren als alte (vgl. Fig. 4).



Fig. 8. Durch Plasmodesmen verbundene Zellen von *Bacillus asterosporus*. Vergr. 2440. (Nach A. MEYER.)

Genauere Untersuchungen über die Plasmolyse bei Bakterien liegen bisher nicht vor. Bei dem großen Interesse, das diese Vorgänge jetzt mit fortschreitender Entwicklung der Colloidchemie haben, wären genauere Studien über diese Frage sehr erwünscht.

Die Frage, ob bei Bakterien Plasmodesmen, d. h. feine plasmatische Verbindungsfäden nebeneinanderliegender Zellen vorkommen, ist bereits mehrfach untersucht worden. KOCH (1888) beobachtete an jungen, eingetrockneten und mit Methylenblau gefärbten Fäden des *Bacillus tumescens* feine Verbindungslinien zwischen den einzelnen Plasmamassen, die vielleicht Plasmodesmen darstellten. Es kann sich in diesem Falle aber auch um eine andere Erscheinung gehandelt haben. Genauer wurden die Plasmodesmen später von A. MEYER (1912) untersucht, der dieselben bei *Bacillus asterosporus* einwandfrei feststellte. Die feinen Plasmaverbindungen zusammenhängender Stäbchen sind nach seinen Angaben nicht in allen Entwicklungsstadien zu beobachten, sondern nur dann, „wenn die Stäbchen sich zur Abtrennung vorbereiten, d. h. wenn die Septen gerade zu quellen beginnen, ohne daß schon Einschnürung in der Septe stattgefunden hat" (s. Fig. 8).

Bei den verhältnismäßig sehr großen von einer Gallertscheide umgebenen Wasserorganismen *Crenothrix*, *Clonothrix* und *Cladothrix* sind Plasmodesmen leichter festzustellen, doch gehören diese Formen nicht zu den eigentlichen Bakterien.

Vakuolen

Im Innern fast aller lebenden Pflanzenzellen lassen sich mehr oder weniger deutlich verschieden große, von Plasma freie Stellen erkennen, die von älteren Autoren als „leer" angesehen wurden, die aber bei genauerer Betrachtung ohne weiteres als ausgefüllt mit Flüssigkeit oder auch festen Stoffen zu erkennen sind. Bei Bakterien sind solche Vakuolen wegen der geringen Größe der Zellen naturgemäß weniger leicht zu erkennen, sie lassen sich aber in den meisten Fällen unschwer nachweisen.

Bei höheren Pflanzen können die Vakuolen verschiedener Natur sein. Es kann sich zunächst um Hohlräume im Cytoplasma handeln, die mit einer wässerigen Flüssigkeit, dem Zellsaft ausgefüllt sind. In den Vakuolen können aber neben dem Zellsaft auch andere feste und flüssige Elemente enthalten sein, schließlich kann der Zellsaft fehlen, die Vakuolen können gefüllt sein mit Öl, Fett, Schleim, Glycogen, Eiweiß oder anderen festen oder flüssigen Stoffen.

Bei den Bakterien liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei höheren Pflanzen. Es wurden bisher außer den Zellsaftvakuolen solche beobachtet, die mit Fett, Glycogen oder Eiweiß ausgefüllt sind.

Von älteren Autoren, die sich mit der Untersuchung von Bakterien beschäftigten, wurde zunächst der Inhalt der Zelle für homogen gehalten. Die damaligen optischen Hilfsmittel und Färbemethoden waren naturgemäß für derartig feine Untersuchungen wenig geeignet. Zuerst beschrieb wohl MIGULA (1898) Zellsaftvakuolen bei *Bacillus oxalaticus*. Weitere Beobachtungen über den Gegenstand sind von A. MEYER (1912) ausführlich besprochen und zusammengestellt. Die Zellsaftvakuolen lassen sich am besten beobachten an frischem Material, und zwar an Zellen, die eben aus einer Spore ausgekeimt sind. Solche Zellen haben zuerst einen scheinbar ganz homogenen Inhalt. Nachdem die Stäbchen ausgewachsen sind und sich zur Teilung anschicken, werden die Vakuolen sichtbar, verschiedene Färbungen (Methylenblau, Fuchsin, Jod-Jodkalium) des frischen oder angetrockneten Materials lassen sie deutlicher hervortreten. Es kommt vor, daß die Bakterienzellen eine einzige, central gelegene Vakuole besitzen, meist finden sich aber mehrere, verschieden große und unregelmäßig gelagerte Vakuolen vor.

Weit häufiger und viel leichter zu beobachten als die Zellsaftvakuolen finden sich in den Bakterienzellen Vakuolen, die mit Reservestoffen oder Stoffwechselprodukten ausgefüllt sind. Über dieselben wird an anderer Stelle näher berichtet.

Geißeln

Sehr viele Bakterien zeigen in flüssigen Substraten eine lebhafte Eigenbewegung, die durch besondere Organe, sogenannte Geißeln, verursacht wird. EHRENBERG (1838) hat dieselben wohl als erster beobachtet und bezeichnet sie, da er die Bakterien für kleine Tierchen hält, als „Rüssel". Bemerkenswert ist hierbei, daß es auch mit den besten Mikroskopen nicht möglich ist, einzelne Bakteriengeißeln direkt wahrzunehmen, da dieselben so fein sind, daß sie unter der Grenze der

Sichtbarkeit liegen. Die älteren Forscher, die angeben die Geißeln gesehen zu haben, beobachteten nur Büsche oder Zöpfe von Geißeln, die für viele Arten von Bakterien charakteristisch sind. Mit den modernen Ultramikroskopen gelingt es in den meisten Fällen leicht, auch einzelne Geißeln zu beobachten. Bei direkter mikroskopischer Beobachtung sind dieselben nur dann sichtbar zu machen, wenn sie vorher gebeizt, d. h. durch chemische Mittel aufgequollen und dadurch dicker gemacht und nachträglich gefärbt werden. Besondere Verdienste um die Ausbildung dieser Methoden haben sich LÖFFLER (1890), VAN ERMENGEN und ZETTNOW (1899) erworben (siehe Fig. 9 u. 10).

Daß alle beweglichen Bakterienarten in bewegungsfähigem Zustande Geißeln besitzen, läßt sich mit Hilfe des Ultramikroskopes leicht feststellen, die Bewegung der Bakterienzelle wird durch eine aktive Bewegung der Geißeln verursacht. Bei vielen Formen läßt sich aber feststellen, daß die Bewegungsorgane nur in ganz bestimmten Entwicklungsstadien vorhanden sind. Das Abwerfen der Geißeln läßt sich unter gewissen Bedingungen unschwer beobachten. Viele Bakterien lassen sich unter Einhaltung bestimmter Kulturmethoden unbegrenzt in begeißelter oder unbegeißelter Form fortkultivieren. Teilung, Vermehrung und Sporenbildung sind in diesen Fällen unabhängig von dem Fehlen oder Vorhandensein der Geißeln. Bei anderen Arten tragen die einzelnen Zellen Geißeln nur in gewissen Entwicklungsstadien. Bekannt ist z. B. das verbreitete Eisenbakterium *Leptothrix ochracea*, das normalerweise lange, aus Einzelstäbchen bestehende Ketten bildet, die von einer Gallertscheide umgeben sind. Einzelne dieser Stäbchen können sich lostrennen und aus der Gallertscheide heraustreten. Sie sind dann mit Geißeln versehen und haben eine lebhafte Eigenbewegung, während sie innerhalb der Scheide unbeweglich und unbegeißelt sind. Die Schwärmzellen wachsen dann wieder zu langen, unbegeißelten Ketten aus, um die sich allmählich eine Gallertscheide bildet.



Fig. 9. Begeißelung von Bakterien aus der *Coli*-Gruppe. Vergr. 2000.

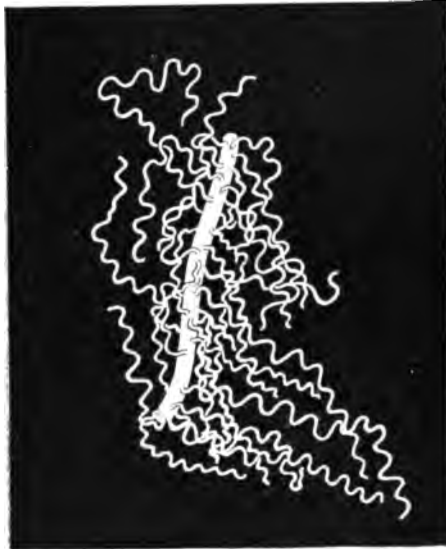


Fig. 10. Begeißelung eines Bacteriums aus der *Proteus*-Gruppe. Vergr. 2000.

Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob die Fähigkeit, Geißeln zu bilden, allen oder nur ganz bestimmten Bakterienarten zukommt. Zunächst galten allgemein die meisten Coccaceen für geißellos. ELLIS (1902) gibt an, auch bei vielen dieser Formen Geißeln nachgewiesen zu haben. Seine Angaben wurden aber später von ZETTNOW (1918) zurückgewiesen. ZETTNOW überzeugte sich zunächst, daß im Gegensatz zu den Angaben von ELLIS unbewegliche Kokken auch durch lange fortgesetztes Überimpfen auf geeigneten Nährböden keine Beweglichkeit annahmen. Er gibt an, daß die von ELLIS beobachteten und als Geißeln bezeichneten Gebilde lediglich aus schleimigen Fortsätzen der Membran bestanden. Er beobachtete die Schleimgeißeln zuerst an Typhusbazillen, die ihre Beweglichkeit verloren hatten, und veröffentlicht von diesen, sowie von einer ganzen Anzahl anderer Bakterien eine Reihe vorzüglich ausgeführter Mikrophotographien. Er betont ferner sehr richtig, daß die von ELLIS als Geißeln angesehenen Gebilde die Länge aller bisher wirklich beobachteten echten Geißeln beträchtlich übertreffen. Die Angaben von ELLIS dürften damit widerlegt sein.

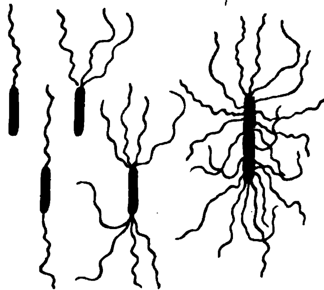


Fig. 11. Verschiedene Typen der Begeißelung. (Monotriche, lophotriche und peritriche Begeißelung).

Bei *Bacillus anthracis*, der wegen seiner bedeutenden Größe und leichten Kultivierbarkeit zu zahllosen Untersuchungen verwendet wurde, konnten bisher niemals Geißeln nachgewiesen werden, woraus man aber nicht unbedingt schließen kann, daß dieser Organismus nicht fähig sei, solche unter gewissen Bedingungen zu bilden. Es wäre immerhin möglich, daß der Milzbrandbazillus eine Dauermodifikation eines Organismus ist, der Geißeln ausbilden kann. Die feststehende Tatsache der großen Modifizierbarkeit der Bakterien findet namentlich in der medizinischen Literatur noch viel zu wenig Beachtung.

Man teilt gewöhnlich die Bakterien in bezug auf ihre Begeißelung in gewisse Gruppen ein, und zwar spricht man von einem monotrichen, einem lophotrichen und einem peritrichen Typus. Die monotrichen Bakterien haben gewöhnlich eine Geißel an einem Ende der Zelle, man bezeichnet diesen Fall als polare Begeißelung, sitzt an jedem Ende der Zelle je eine Geißel, so bezeichnet man die Begeißelung als bipolar. In selteneren Fällen sitzt die eine Geißel nicht am Ende des Bakterienstäbchens, sondern seitlich an dessen Längsseite. Lophotrich begeißelt nennt man Bakterien, die an einem Pol einen Schopf (Büschel) von Geißeln tragen. Die lophotriche Begeißelung kann ebenfalls polar oder bipolar sein. Die Büschel können aus zwei oder vielen Einzelgeißeln bestehen. In den meisten Fällen sind es ungefähr 5—25. Sind die Geißeln über die ganze Oberfläche der Zelle verteilt, so nennt man die Begeißelung peritrich (s. Fig. 11).

Die einseitig monotrich und lophotrich begeißelten Bakterien scheinen eine gewisse Polarität der Zelle aufzuweisen. Das geißeltragende Ende reagiert auf Reize anders als das geißelfreie. Bei den peritrich begeißelten Stäbchen können die Geißeln die gesamte Oberfläche gleichmäßig bedecken, es gibt aber auch Formen, bei denen sie an den

Endflächen fehlen. Nach der Teilung eines Stäbchens sind die an der Trennungsstelle liegenden Wände zunächst immer geißelfrei, die Neubildung der Geißeln kann aber sehr rasch vollendet werden. Ob die Geißeln bei lophotrichen Formen einzeln oder am Grunde vereinigt der Zelle aufsitzen, konnte bisher nicht sicher entschieden werden.

Die Anzahl der Geißeln ist für eine bestimmte Bakterienart nicht konstant, schwankt aber immer nur innerhalb gewisser Grenzen. So finden wir z. B. bei Mikrokokken Zellen mit 1—5 Geißeln, bei Sarcinen wurden 1—4 beobachtet. Lophotrich begeißelte Spirillen können in jedem Zopf 2—30 Geißeln haben. Bei Stäbchen ist die Geißelzahl je nach der Art äußerst verschieden, es gibt Formen mit 4—6 Geißeln, andere sind so dicht mit denselben bedeckt, daß ihre Oberfläche einem Haarpelz gleicht.

Wie bereits erwähnt wurde, sind die Geißeln der Bakterien so dünn, daß sie mit dem gewöhnlichen Mikroskop nicht mehr beobachtet

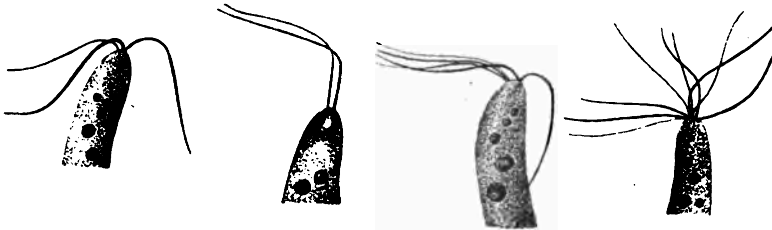


Fig. 12. Begeißelung von Schwefelspirillen. (Nach Buder.)

werden können. Sie sind nur sichtbar nach Behandlung (Beizen) mit gewissen chemischen Stoffen, welche ein Aufquellen der Geißelsubstanz verursachen, so daß sie bei nachträglicher Färbung direkt beobachtet werden können. Mit dem Ultramikroskop sind Bakteriengeißeln auch in lebendem Zustande leicht zu sehen (s. Fig. 12). Die Geißeln sind lange, cylindrische, gleichmäßig dicke, d. h. an den Enden nicht zugespitzte Fäden von höchstens 0,1—0,2 μ Durchmesser. Die Länge derselben ist je nach der Bakterienspecies sehr verschieden, sie kann kürzer sein als die betr. Bakterienzelle, vielfach ist sie aber bedeutend länger. Bei *Sarcina agilis* z. B. werden die Geißeln 15—19 μ lang, bei *Micrococcus citreus agilis* ungefähr 13 μ, bei *Micrococcus agilis* Cohen 9—10 μ, bei *Bacterium typhi* 8—10 μ, bei *B. Proteus* 12—16 μ und bei *B. subtilis* 6—12 μ.

Nach A. Meyer werden die Geißeln vom Plasmakörper der Bakterienzelle gebildet, sie sind nicht Fortsätze der Membran oder Schleimkapsel, wie ursprünglich angenommen wurde. Namentlich Ellis (1902) betont, daß die Geißeln mit dem Cytoplasma direkt zusammenhängen. Sie stellen Fortsätze des Plasmas dar, welche durch Öffnungen der Membran nach außen treten. Nach Zettnow (1918) liegt für die Annahme, daß die Geißeln vom inneren Plasma ausgehen, kein Grund vor. Er gibt an, bei seinen sehr zahlreichen Versuchen, die zum Teil genau nach den Angaben von A. Meyer und Ellis ausgeführt wurden, niemals einen Zusammenhang der Geißeln mit dem Plasma beobachtet zu haben. Er sagt: „Solange ein sicheres Verfahren, den Zusammenhang der Geißeln mit dem Plasma zu erkennen, nicht angegeben ist, muß ich mich auf

den Boden des durch unzählige Versuche sicher Bewiesenen stellen und annehmen, daß sie vom Ektoplasma, d. h. von der Membran oder der Schleimhaut abgehen."

Die Ansichten exakter und erfahrener Forscher über die Natur der Bakteriengeißeln widersprechen sich also und es ist schwer zu entscheiden, welche der beiden Ansichten richtig ist. Vom biologischen Standpunkte aus ist es wahrscheinlich, daß die Geißeln Plasmafortsätze und nicht Membranbestandteile sind. Ob der Nachweis aber durch mikroskopische Beobachtung wirklich erbracht ist, erscheint zweifelhaft. Vielleicht läßt sich auf mikrochemischem Wege eine Entscheidung herbeiführen, da das Plasma aus leicht nachweisbaren Eiweißstoffen besteht, die Membran dagegen nicht.

In frischen Präparaten größerer, begeißelter Bakterienformen findet man häufig sogenannte Geißelzöpfe, das sind Gebilde, die durch Aneinanderlagerung spiralig gedrehter Geißeln hervorgebracht werden. Die Zöpfe können den lebenden Bakterien anhaften, sie können aber auch frei im Präparat herumliegen. Es handelt sich bei diesen Gebilden wohl lediglich um eine rein mechanische Zusammenlagerung spiralig gedrehter, lebender oder abgeworfener Geißeln, irgend eine biologische Bedeutung scheint ihnen nicht zuzukommen. Zuerst beschrieben wurden die Geißelzöpfe von Löffler (1890), der dieselben in Serumkulturen des Rauschbrandbazillus entdeckte. Eine sehr eingehende Beschreibung derselben gibt A. Meyer (1912).

Bei Flagellaten und ähnlichen Organismen läßt sich nachweisen, daß die Geißeln häufig an einem Ende einen sogenannten Basalkörper tragen, ein Gebilde, das wohl als Bewegungscentrum der Geißeln anzusehen ist. Beim Plasmolysieren großer, polarbegeißelter Bakterien kann man zuweilen beobachten, daß an der Ansatzstelle der Geißeln ein kleiner Teil des Plasmas zurückbleibt, während sich die Hauptmasse nach dem entgegengesetzten Teil der Zelle zurückzieht. Diese Beobachtung wurde zuerst von Fischer (1895) beschrieben, später beschäftigten sich Reichert (1909), Jamamoto (1910) und Fuhrmann (1910) mit dieser Frage. Besonders Fuhrmann, der große Spirillen mit Jod-Jodkaliumlösung plasmolysierte, vertritt die Meinung, daß der Plasmarest ein Basalkörper wie bei den Flagellaten sei. Diese Ansicht wurde jedoch später von A. Meyer widerlegt.

Der Zellkern

Von größtem biologischen Interesse ist die Frage, ob die Bakterienzelle einen Zellkern besitzt, oder ob ein solcher im Gegensatz zu fast allen anderen Lebewesen bei den Bakterien nicht vorhanden ist. Es ist von vornherein zu erwarten, daß die Entscheidung der Frage nicht leicht ist, da der Kern der an sich schon sehr kleinen Bakterienzelle in den meisten Fällen an der Grenze der mit unseren optischen Hilfsmitteln möglichen Erkennbarkeit liegen muß. Bei allen höheren Lebewesen können wir in jeder Zelle einen oder mehrere Kerne leicht nachweisen, und alle bisher in unübersehbarer Zahl ausgeführten Untersuchungen lassen mit Sicherheit erkennen, daß der Kern ein wesentlicher, vielleicht sogar der wichtigste Bestandteil der Zelle ist. Es wäre

nun außerordentlich merkwürdig, wenn gerade den Bakterien, Organismen, die eine ganz erstaunliche Wachstumsintensität und Vermehrungsfähigkeit besitzen, der Zellkern gänzlich fehlen sollte.

In der Literatur finden sich bereits zahlreiche Arbeiten über die Zellkernfrage der Bakterien[1]). Berichte über positive und negative Befunde sind in gleich großer Zahl vorhanden. Es muß zunächst nochmals betont werden, daß die Bakterienzellkerne an der Grenze der Sichtbarkeit liegen müssen, so daß Irrtümer leicht vorkommen können. Viele angeblich positive Befunde können wir heute einfach dadurch erklären, daß andere Inhaltsstoffe (Reservestoffe) der Zelle für Kerne angesehen wurden. Die Verschiedenheiten der Befunde erklären sich zum Teil auch daraus, daß die Autoren sehr verschiedene Untersuchungsobjekte anwendeten, denn es ist keineswegs wahrscheinlich, daß alle zu dem weiteren Kreis der Bakterien gerechneten Organismen gleichgebaut sein müssen. Bedeutende Bakterienforscher, welche die Bakterienzelle für kernlos hielten, sind z. B. A. FISCHER (1897, 1903) und MIGULA (1897). Sie nehmen an, daß die Bakterienzelle lediglich aus einem Protoplasmakörper besteht, der Vakuolen und vielleicht Reservestoffe einschließt.

Eine andere Gruppe von Forschern, zuerst wohl BÜTSCHLI (1890), nahm an, daß die Hauptmasse des Bakterienkörpers (Zentralkörper) den Kern darstelle, der nur von einer sehr dünnen Protoplasmaschicht umgeben sei. Bei kleineren Bakterienformen sollte diese Plasmaschicht eventuell ganz fehlen können, so daß diese Organismen schließlich nur noch Zellkerne darstellen würden. Bekanntere Forscher, die diese Ansicht vertraten, sind z. B. ZETTNOW (1891), WARLICH (1892), GOTSCHLICH (1903) und RŮŽIČKA (1903, 1904, 1907). Diese Annahme, daß die ganze Bakterienzelle als Kern aufzufassen sei, braucht heute nicht mehr widerlegt zu werden. Nachdem es zuerst A. FISCHER gelungen war, Bakterien zu plasmolysieren, sind noch eine große Reihe von anderen Beobachtungen gemacht worden, welche die Zellnatur des Bakterienkörpers außer Frage stellen.

Eine dritte Ansicht ist die, daß die Bakterienzellen echte Zellkerne besitzen. Für diese Annahme haben sich besonders ausgesprochen: SCHOTTELIUS (1888), WAGER (1891), WAGNER (1898), ILKEWICZ (1894) und NAKANISHI (1901). In neuester Zeit verdienen hier vor allem die Arbeiten von A. MEYER und seinen Schülern Beachtung, die einer eingehenderen Besprechung bedürfen.

MEYER arbeitete hauptsächlich mit *Bacillus asterosporus, B. tumescens* und *B. amylobacter,* da diese verhältnismäßig großen Formen meist wenig oder keine Reservestoffe enthalten, die Kerne vortäuschen könnten. Es lag natürlich nahe, besonders Bakterienzellen zu untersuchen, die eine beginnende Sporenbildung zeigten, denn es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß ein Zellkern, falls ein solcher in der Zelle enthalten ist, in die Sporen eingeschlossen wird. MEYER fand nun in der Tat, daß sich in den Sporenanlagen durch Färbung mit Jod oder Rutheniumrot Gebilde nachweisen lassen, die als Kerne gedeutet werden können. Auch Formolfuchsin und stark verdünntes Methylenblau lassen diese Kerne deutlich hervortreten. Die Färbungen gelingen immer nur an lebendem

---

[1]) Vgl. auch die Diskussion der Kernfrage in Bd. II, S. 699ff. (TISCHLER „Karyologie") dieses Handbuches. (Der Herausgeber.)

Material, auf die übliche Weise durch Antrocknen fixierte Bakterien lassen die Kerne niemals erkennen. Weit schwieriger als die Darstellung dieser Sporenkerne gelingt der Nachweis von Kernen in sporenfreiem Material, aber auch bei diesem wurden einer oder mehrere solcher Kerne in der Zelle nachgewiesen (s. Fig. 13 und 14).

Diese als Zellkerne angesprochenen Gebilde wurden zunächst beobachtet bei stäbchenförmigen, sporenbildenden Bakterien, später auch mit Sicherheit bei Mikrokokken und Sarcinen. Merkwürdig ist, daß sie bei den verhältnismäßig sehr großen Spirillen bisher nicht festgestellt werden konnten.

Nach A. MEYER haben die von ihm für Zellkerne gehaltenen Körnchen in den Bakterienzellen folgende Eigenschaften: Sie stellen farblose, etwas stärker als das Protoplasma lichtbrechende, rundliche



Fig. 13. *Bacillus amylobacter*, in kochendem Wasser fixiert, in den Sporenanlagen Kerne deutlich sichtbar. Vergr. 2500. (Nach A. MEYER.)

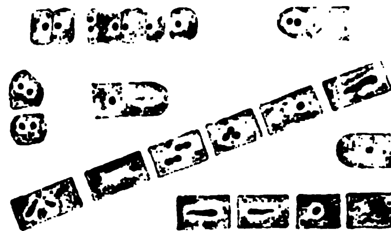


Fig. 14. „Säurefeste Substanz“ (Zellkerne oder Chromatin?) in Milzbrandstäbchen. (Nach PREISZ.)

Gebilde von etwa 0,3 μ Durchmesser dar. Im Dunkelfelde erscheinen dieselben optisch leer. Beim Absterben der Zelle werden die Körnchen zerstört, sie lassen sich durch Kernfixierungsmittel fixieren, auch durch Kochen mit Wasser. Sie lassen sich ferner mit Kernfärbungsmitteln, welche die Membran durchdringen, färben und unterscheiden sich chemisch und färberisch streng von Cytoplasma, Fett, Glykogen und Volutin. Als wesentlichste Unterscheidungsmerkmale von Volutinkörnern, mit denen sie noch am leichtesten verwechselt werden könnten, sind folgende Punkte hervorzuheben. Die Körnchen sind in angetrockneten und fixierten Präparaten durch keinerlei Mittel sichtbar zu machen, die Volutinkörner dagegen leicht durch Methylenblau und Schwefelsäure. Verdünntes Methylenblau färbt sowohl die Körnchen als auch die Volutinkugeln, bei Zusatz von verdünnter Schwefelsäure werden aber die Körnchen entfärbt, nicht dagegen das Volutin. Läßt man stark verdünntes Methylenblau auf die lebenden Zellen einwirken, so färbt sich immer zuerst das Volutin, erst später, aber überhaupt nicht in allen Fällen färben sich die Körnchen, und zwar wesentlich schwächer als das Volutin. Nach Zusatz von verdünnter Schwefelsäure verblassen Körnchen und Cytoplasma, während das Volutin dunkler hervortritt.

Kocht man ferner das Bakterienmaterial mit Wasser, so löst sich das Volutin, während die Körnchen fixiert werden und dann mit verschiedenen Farbstoffen gefärbt werden können. Endlich gibt MEYER noch eine Methode zur Färbung der Körnchen an, die sich jedoch nach

seinen eigenen Angaben nicht in allen Fällen bewährte. Man bringt eine kleine Öse voll Bakterienmaterial in einen Tropfen Formol und läßt dasselbe 4—5 Minuten lang einwirken. Hierauf setzt man 1—2 Tropfen einer Fuchsinlösung hinzu und rührt mit dem Platindrahte gut um. Nachdem das Gemisch zehn Minuten lang unter mehrmaligem Umrühren eingewirkt hat, untersucht man eine Probe davon unter dem Mikroskop. Die Körnchen werden dann sichtbar, in manchen Fällen allerdings erst nach längerer Zeit.

Ich habe selbst die Angaben MEYERS wiederholt nachgeprüft und kann die Richtigkeit derselben bestätigen. Daß in den Zellen vieler Bakterienarten Körnchen vorhanden sind, die wohl kaum als Reservestoffe angesehen werden können und die ihrem ganzen Verhalten nach wohl Zellkerne oder wenigstens diesen funktionell gleichwertige Gebilde darstellen können, unterliegt keinem Zweifel. Ob es sich dabei aber tatsächlich um echte Zellkerne handelt, ist noch keineswegs erwiesen. Es müßten zur Entscheidung dieser Frage noch viel eingehendere Untersuchungen angestellt werden. Vor allem müßten zunächst einmal Teilungsvorgänge einwandfrei festgestellt werden.

VEJDOVSKY (1900, 1904) isolierte einen Organismus aus dem Inneren eines Flohkrebses, den er für ein Bakterium hält und den er als *B. gammari* bezeichnet. In diesem Organismus hat er nun wohl zweifellos echte Kerne und sogar Teilungsstadien mit typischen Kernspindeln gefunden. Es ist aber sehr zweifelhaft, ob der Organismus zu den Bakterien zu rechnen ist, jedenfalls sind die Kernverhältnisse in diesem Falle sicher von denen echter Bakterien wesentlich abweichend. Die Angaben, die MENCL (1910) über die Kernteilung bei Sarcinen und Kokken macht, entsprechen nicht dem heutigen Stande der Wissenschaft und wurden von A. MEYER mit Recht zurückgewiesen.

Im Gegensatz zu der vorerwähnten Auffassung, daß die in den Bakterienzellen beobachteten Körnchen echte Kerne darstellen, bedarf eine andere Anschauung einer näheren Besprechung. In neuerer Zeit hat man bei der Erforschung gewisser Protozoen gefunden, daß die Zellen nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium einen echten Zellkern besitzen, während der übrigen Lebensdauer ist der Kern aufgelöst in kleine Teilchen, die im gesamten Cytoplasma verteilt sind und die sich Farbstoffen gegenüber ähnlich verhalten wie das Chromatin in den Zellkernen höherer Organismen. Die Substanz der aufgelösten Zellkerne wird als „Chromidialsystem“ bezeichnet. Manche Protozoen besitzen überhaupt keinen echten Kern mehr, in allen Entwicklungsstadien läßt sich nur ein Chromidialsystem nachweisen, in einzelnen Fällen ist das Chromatin so fein im Plasma verteilt, daß es sich überhaupt nicht mehr als färbbare Einzelkörnchen nachweisen läßt.

Man hat nun natürlich versucht, ähnliche Verhältnisse bei den Bakterien nachzuweisen. Von besonders großen, von den Haupttypen der echten Bakterien merklich abweichenden Formen soll hier zunächst nicht gesprochen werden, da sich dieselben in den Kernverhältnissen wesentlich abweichend verhalten können.

Zunächst ist die Ansicht einiger Forscher zu erwähnen, die annehmen, daß die Chromatinsubstanz in Form von Bändern, Spiralen, Waben oder Netzen in der Bakterienzelle verteilt sei. Namentlich SWELLENGREBEL (1906, 1907) vertritt diese Ansicht und gibt zahlreiche

Abbildungen der von ihm untersuchten Objekte. Er beobachtete bei *Bacillus maximus buccalis*, *Spirillum giganteum* und einem als *Bacterium binucleatum* bezeichneten Organismus, zum Teil spiralig angeordnete Querbänder, die er als Kernspiralen bezeichnet. Auch von *Sphaerotilus natans* und verschiedenen Thiothrixarten beschreibt er ähnliche Befunde (s. Fig. 15 u. 16).

Die Angaben von SWELLENGREBEL wurden von verschiedenen Forschern nachgeprüft, zum Teil an seinen eigenen Präparaten. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die von ihm beobachteten bandförmigen oder spiraligen Figuren mit Kernsubstanz (Chromatin) nichts zu tun haben. Es handelt sich lediglich um gefärbtes Plasma, das durch Vakuolen oder Reservestoffe die bezeichnete Form angenommen hat.

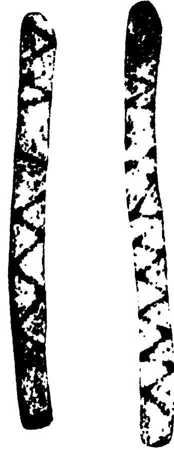


Fig. 15. Kernspiralen von *Bacillus maximus buccalis*. (Nach SWELLENGREBEL.)



Fig. 16. Chromatinspirale von *Bacillus nitri*. (Nach AMBROZ.)

Nach einer anderen Ansicht findet sich die Kernsubstanz im Plasma verteilt in Form metachromatischer Körnchen oder Chromatinkörnchen. Besonders GUILLIERMOND (1907, 1908) vertritt diese Auffassung, und zwar stellte er seine Beobachtungen mit gut bekannten, echten Bakterien an, z. B. *Bacillus mycoides*, *B. asterosporus*, *B. alvei*, *B. megatherium*, *B. radiciosus* und *Spirillum volutans*. Seine Ausführungen sind durch zahlreiche Abbildungen erläutert. GUILLIERMONDS Befunde wurden später von A. MEYER als unrichtig hingestellt, er erklärt die als Chromatinkörner bezeichneten Gebilde als durch Inhaltsstoffe zusammengedrückte, den Farbstoff länger festhaltende Cytoplasmamassen. Betrachtet man daraufhin die Abbildungen GUILLIERMONDS, so könnte die Annahme MEYERS in vielen Fällen wohl zutreffen, eine Anzahl von Figuren läßt diese Deutung aber kaum zu (s. Fig. 17).

Zu ähnlichen Ergebnissen wie GUILLIERMOND kam HINZE (1902). Er untersuchte genau einen sehr großen Organismus, das Schwefelbakterium *Beggiatoa mirabilis*. Es gelang durch diesen, bis 50 μ dicken Bakterienkörper Mikrotomschnitte herzustellen. HINZE fand, daß den Zellen echte Kerne fehlen, dagegen stellte er zahlreiche verschieden große, feine Körnchen fest, die unregelmäßig im Cytoplasma verteilt waren und die er auf Grund ihres färberischen Verhaltens als Chromatinkörnchen bezeichnet (s. Fig. 18). Ganz ähnliche Verhältnisse wurden bei anderen großen Schwefelbakterien, und zwar bei *Thiophysa volutans* und *Hillhousia* beobachtet.

In vorliegenden Fällen ist wohl sicher erwiesen, daß echte Zellkerne fehlen, daß aber die Chromatinsubstanz in Form feiner Körnchen im Cytoplasma verteilt ist. Es ist dabei aber besonders hervorzuheben, daß die erwähnten Organismen in ihrem ganzen Bau von den echten Bakterien wesentlich abweichen, sie scheinen den Blaualgen wesentlich näher zu stehen als diesen. *Beggiatoa mirabilis* unterscheidet sich von gewissen *Oscillaria*-Arten lediglich durch das Fehlen des Farbstoffes. Es ist jedenfalls nicht angängig, die erwähnten Befunde für die echten Bakterien zu verallgemeinern, es ist vielmehr wahrscheinlich, daß diese sich in bezug auf die Kernverhältnisse wesentlich anders verhalten.

Endlich verdient eine letzte Gruppe von Befunden Erwähnung, die sich allerdings auf Organismen beziehen, deren Kenntnis zurzeit noch recht mangelhaft ist. Zuerst wurde von SCHAUDINN (1902) ein eigentümlicher Organismus näher beschrieben, den er im Darminhalt der Küchenschabe gefunden hatte und den er als *Bacillus bütschlii* bezeichnet. Es gelang leider nicht, den Organismus zu kultivieren. Es handelte sich um Stäbchen von gewöhnlich 50—60 μ Länge und 4—5 μ Breite. Die Stäbchen besaßen Eigenbewegung und sind nach SCHAUDINN dicht mit Geißeln besetzt. SCHAUDINN fand nun, daß im vegetativen Zustande in den Zellen ein Kern nicht nachweisbar war, daß ein solcher aber bei beginnender Sporenbildung nachgewiesen werden konnte. Er



Fig. 17. *Bacillus mycoides*. Wabenförmiges Protoplasma mit eingelagerten Chromatinkörnchen. (Nach GUILLIERMOND.)

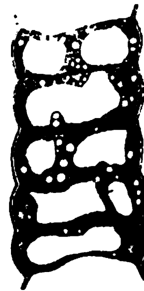


Fig. 18. Mikrotomschnitt durch einen Faden von *Beggiatoa mirabilis*. Die Chromatinkörnchen sind dunkel gefärbt, die hellen Stellen im Plasma waren mit Schwefeltropfen ausgefüllt. Vergr. 700. (Nach HINZE.)

erklärt seine Befunde wie folgt: „Ich habe die Vorstellung, daß die Kernsubstanzen, welche schon bei höheren Mikroorganismen in einem morphologisch differenzierten Gebilde, dem Zellkern, eine bestimmte Gruppierung und Organisation angenommen haben, bei unserem *Bacillus* während des größten Teiles seines Lebens diffus durch das ganze Plasma verteilt sind; nur bei der Sporenbildung kommt es zur Ausbildung eines den echten Zellkernen der höheren Organismen vergleichbaren Gebildes, ich meine die erste Anlage der Spore, die morphologisch einem einfachen Zellkern, wie wir ihn von vielen Protozoen kennen, außerordentlich ähnlich ist. Also nur für eine kurze Lebensperiode kommt es zur morphologischen Sonderung von Kernsubstanz (in Form eines Zellkerns) und Protoplasma. Während der Sporenruhe geht diese Differenzierung wieder verloren, der junge Keimling läßt keine Sonderung in Kern und Protoplasma erkennen."

Aus den Beschreibungen und Abbildungen SCHAUDINNs geht hervor, daß sich die Chromatinsubstanz bei beginnender Sporenbildung in Form eines geraden oder mehr oder weniger geschlängelten Bandes im Inneren der Zelle differenziert, und daß an einem oder an beiden Enden des Bandes Chromatinansammlungen auftreten, die später den Sporenkern bilden (s. Fig. 19).

Zu auffällig ähnlichen Befunden kam in letzter Zeit SCHUSSNIG (1920). Er studierte ein regelmäßig im Blinddarm des Meerschweinchens vorkommendes stäbchenförmiges Bakterium von 5—8 μ Länge und 1—2 μ Breite, das er als *Bacterium caviae* bezeichnet. Leider ist auch in diesem Falle eine Kultur des Organismus nicht gelungen. Das frische Bakterienmaterial wurde auf Objektgläser ausgestrichen, am vorteilhaftesten mit FLEMMINGscher Lösung fixiert und nach HEIDELHAIN gefärbt. Bei vielen Exemplaren ließ sich nach dieser Methode eine Differenzierung nicht erkennen. „Neben diesen unstrukturierten Zellen fallen weiter solche auf, die in ihrem Inneren, und zwar zentral und parallel der Längsachse, eine langgestreckte Ansammlung von größeren

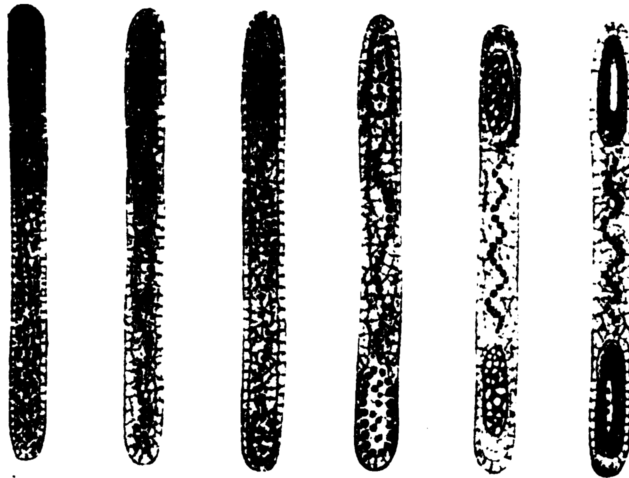


Fig. 19. Sporenbildung bei *Bacillus bütschlii*, Chromatinkörner spiralig angeordnet. Vergr. 1000. (Nach SCHAUDINN.)

Körnchen enthalten, die viel stärker als das umgebende Cytoplasma den Farbstoff speichern. Diese Körnchenreihen resp. Ansammlungen nehmen entweder die Gestalt einer unregelmäßig verlaufenden Spirallinie an, oder sie bilden zwei getrennte, mit der Längsachse parallel verlaufende Streifen, oder aber sie treten in Form eines breiten unregelmäßig konturierten Streifens auf.“ SCHUSSNIG bezeichnet diese Chromatinbänder als „Chromatinseele“. „Bei der Teilung der Zelle zerlegt sich die Substanz der Chromatinseele in die zwei Anlagen der Tochterzellen. Die beiden nun getrennt auftretenden Ansammlungen verkürzen sich ein wenig und lassen so zwischen sich in der Mitte der Zelle eine quergestellte, freie helle Zone übrig. Hier differenziert sich langsam eine Trennungsschicht, die zuerst in Form einer ganz zarten Plasmaschicht, welche immer dichter und breiter wird, auftritt. Später wird die Zelle an dieser Stelle eingeschnürt, bis die beiden Tochterindividuen voneinander getrennt werden.“

In anderen Individuen des *B. caviae* wurden ein oder zwei Gebilde beobachtet, die SCHUSSNIG als Kerne ansieht, an einzelnen Individuen konnten sogar Kerne neben der Chromatinseele beobachtet werden.

SCHUSSNIG schließt aus seinen Befunden, daß in ein und demselben Organismus in bestimmten Entwicklungsstadien Zellkerne vorhanden sein könnten, in anderen Stadien dagegen ist das Chromatin mehr oder weniger fein verteilt, es liegt ein Chromidialsystem vor (s. Fig. 20).

Es wäre nun zusammenfassend zu erörtern, was bisher wirklich positives über die Kernfrage der Bakterien festgestellt ist. Zunächst ist nochmals ausdrücklich zu betonen, daß der Begriff „Bakterien" ein sehr unsicher umgrenzter ist. Vor allem die Befunde, die an verhältnismäßig großen, meist zu den Bakterien gerechneten Mikroorganismen gemacht wurden, dürfen keineswegs für alle Bakterien verallgemeinert werden.

Die Ansichten, daß die Bakterien kernlos sind oder daß die Hauptmasse des Bakterienkörpers (Zentralkörper) die Kernsubstanz darstelle, lassen sich heute nicht mehr aufrecht erhalten.

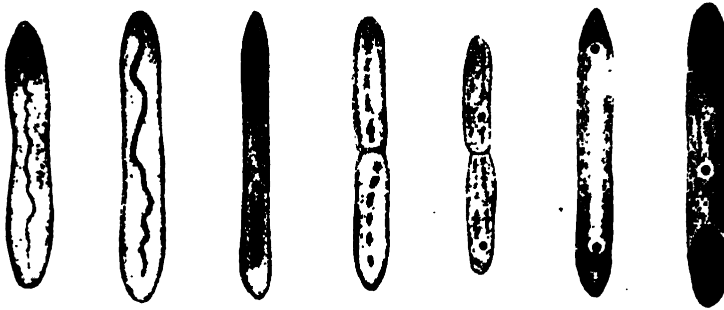


Fig. 20. Chromatinseele, Kerne, Zellteilung und Sporenbildung von *Bacillus caviae*. Vergr. 3000. (Nach SCHUSSNIG.)

Als sicher erwiesen dürfte gelten, daß in echten Bakterien kleine Körnchen vorhanden sind, die sich in ihrem färberischen oder sonstigen Verhalten von den anderen Inhaltsstoffen der Zelle wesentlich unterscheiden. Die Ansicht von MEYER und seinen Schülern, daß diese Körnchen Zellkerne oder wenigstens diesen funktionell ähnliche Gebilde darstellen, ist in vieler Hinsicht wahrscheinlich, sie ist aber noch keineswegs sicher bewiesen.

Feststehend dürfte ferner sein, daß gewisse große, nicht zu den echten Bakterien zu rechnende Formen (z. B. *Beggiatoa mirabilis*) Chromatin in Form von feinen Körnchen unregelmäßig im Cytoplasma verteilt enthalten, und daß in diesen Fällen echte Zellkerne bestimmt nicht vorhanden sind.

Ferner gibt es sicher Organismen (*Bacillus bütschlii* und *B. caviae*), bei denen nur in gewissen Entwicklungsstadien Chromatin bezw. Kerne nachweisbar sind. Auch diese Organismen nehmen eine Sonderstellung ein, sie können nach den bisher vorliegenden Untersuchungsergebnissen nicht ohne weiteres zu den echten Bakterien gerechnet werden.

Reservestoffe

Wir finden bei allen höheren Organismen, daß namentlich in bestimmten Entwicklungsstadien hochwertige Nährstoffe in gewissen Zellen gespeichert werden, die unter anderen Lebensbedingungen wieder resor-

biert und als Baustoffe und Energiequelle für weiteres Wachstum verwertet werden können. Auch bei Bakterien finden sich ähnliche Erscheinungen, die besonders von A. MEYER und seinen Schülern in exakter Weise untersucht und beschrieben wurden. Bei den Bakterien wurden bisher als Reservestoffe nachgewiesen Kohlehydrate, Fette und Eiweißstoffe, wie im folgenden näher besprochen wird.

Kohlehydrate

Die weitaus wichtigsten Reservestoffe höherer Pflanzen sind Kohlehydrate. Zuckerarten oder Stärke werden von fast allen Pflanzen gespeichert. Bei Bakterien, die ja einen wesentlich anderen Stoffwechsel haben, wurden gerade diese wichtigsten Reservestoffe der höheren Pflanzen bisher nicht nachgewiesen. Wenn Stärke und Zucker als Reservestoffe bei Bakterien überhaupt vorkommen, so spielen sie sicher nur eine untergeordnete Rolle. Sicher nachgewiesen wurde bei Bakterien Glycogen, und ein diesem nahe verwandter Stoff, die Granulose oder das Iogen.

Glycogen ist ein Kohlehydrat, das namentlich in den Zellen des tierischen Organismus (Leber) abgelagert wird. Bei Bakterien findet man häufig im Plasma eingelagert Tröpfchen, die sich mit Jod braunrot färben, die Färbung verschwindet beim Erwärmen, tritt aber beim Abkühlen wieder auf. In Malzauszügen und Speichel lösen sich die Tröpfchen auf, desgleichen beim Erhitzen in verdünnten Säuren. Der Reservestoff ist in den Bakterienzellen meist nicht in fester Form, sondern als mehr oder weniger zähflüssige Tröpfchen eingelagert.

Die beschriebenen Tröpfchen in den Bakterienzellen verhalten sich dem tierischen Glycogen sehr ähnlich, ob sie mit diesem aber wirklich vollkommen übereinstimmen, konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Zuweilen finden sich in den Bakterienzellen auch Tröpfchen, die sich mit Jod ähnlich wie das Glycogen färben, die aber beim Erwärmen die Farbe nicht wieder verlieren. Es handelt sich hierbei wohl um andere Kohlehydrate, vielleicht Dextrin oder ähnliche Stoffe, die eine Mittelstellung zwischen Stärke und Zucker einnehmen.

Viel besprochen in der Literatur wurde ein anderes in der Bakterienzelle in Form von Tröpfchen oder Körnchen vorkommendes Kohlehydrat, die Granulose oder das Iogen. Dieser Reservestoff gibt ähnliche Reaktionen wie das erwähnte Glycogen, unterscheidet sich aber von diesem wesentlich dadurch, daß er sich mit Jod blau färbt. Wegen der Blaufärbung wurde dieser Stoff von den ersten Beobachtern für Stärke gehalten. Namen wie *Bacillus amylobacter* und *Spirillum amyliferum* weisen auf diese Annahme hin. Zuerst nachgewiesen wurde diese sich mit Jod färbende „Granulose" von TRÉCUL (1865) und VAN TIEGHEM (1879). Genauere Angaben über neuere Untersuchungen finden sich bei A. MEYER. Von ihm und seinen Schülern wurden Kohlehydrate als Reservestoffe der Bakterien nachgewiesen bei *Bacillus carotarum, B. cohaerens, B. simplex B. subtilis, B. teres, B. amylobacter, B. asterosporus, B. sphaericus, B. robur* und *Spirillum giganteum*. Bei einer großen Zahl anderer untersuchter Formen konnten keine Kohlehydrate nachgewiesen werden.

Fette

Eine sehr bedeutende Rolle als Reservestoffe spielen bei den Bakterien Fette. Das Fett findet sich in Form stark lichtbrechender Tröpfchen im Plasma und läßt sich mit Hilfe von Farbstoffen und Lösungsmitteln leicht nachweisen. Daß es sich bei diesen Reservestoffen nicht um eine bestimmte chemische Verbindung handelt, sondern um eine große Gruppe von Körpern, ist von vornherein anzunehmen. Ein wissenschaftlich einwandfreier Nachweis des Fettes in Bakterienzellen wurde zuerst von A. MEYER (1899) gegeben, unsere heutige Kenntnis des Reservefettes der Bakterien gründet sich hauptsächlich auf seine Untersuchungen und die seiner Schüler.

Das Fett ist in den Bakterienzellen in Form farbloser, stark lichtbrechender Tröpfchen enthalten. Die Größe der einzelnen Tröpfchen ist sehr verschieden. In jungen Zellen finden sich häufig äußerst feine Tröpfchen in großer Zahl im Cytoplasma verteilt, in älteren Zellen können dieselben sehr groß werden, sie können den Durchmesser der Zelle erreichen und können schließlich die ganze Zelle dicht ausfüllen, so daß das Cytoplasma in wabig geformte Stränge zusammengedrückt wird.

Eisessig löst die Fettropfen der Bakterien, desgleichen scheinen sie sich in Chloralhydrat zu lösen, doch ist die letztere Reaktion unsicher, da das Unsichtbarwerden der Tropfen im Chloralhydrat wenigstens zum Teil mit dem Lichtbrechungsvermögen zusammenhängen kann. Durch Osmiumsäure werden die Tropfen nicht geschwärzt. Bemerkenswert ist, daß die Fette mit Alkohol oder Chloroform nicht aus den Bakterien herausgelöst werden können. Das beruht nach A. MEYER darauf, daß diese Lösungsmittel nicht durch die Bakterienmembran hindurchgelassen werden. In verdünnter Kalilauge werden die Fettropfen allmählich verseift.

Geeignete Färbungen der Fettropfen sind nach A. MEYER folgende: Dimethylamidoazobenzol färbt die Tropfen intensiv gelb, während das Cytoplasma ungefärbt bleibt, Sudan III und Alkannin färben dieselben rot. Naphtholblau färbt das Fett der Bakterien tiefblau, in Methylenblau werden die Tropfen nicht gefärbt, sie heben sich aber damit scharf von dem blauen Cytoplasma ab.

Von A. MEYER und seinen Schülern wurden Fette nachgewiesen bei folgenden Arten: *Bacillus graveolens, B. mycoides, B. Petasites, B. ruminatus, B. tumescens, B. megatherium, B. silvaticus, B. ellenbachensis, B. lactis, B. lacticola, B. robur, B. tuberculosis* und *Spirillum giganteum.*

Das bisher geschilderte Vorkommen von Fett in der Bakterienzelle bezieht sich auf Reservefett, das in Form von Tröpfchen im Plasma abgelagert ist. Es wäre noch sehr wichtig zu untersuchen, ob Fett auch in anderer Form in der Bakterienzelle vorkommt. Namentlich vom Tuberkelbacillus wurde häufig angenommen, daß Fett in der Membran eingelagert ist, oder daß solches von der Membran ausgeschieden wird. Exakte Untersuchungen, die ein solches Vorkommen von Fett beweisen würden liegen aber bisher nicht vor. Auch beim Tuberkelbacillus wurde Fett in Form von Tröpfchen im Inneren der Zelle nachgewiesen, ob es außerdem in anderer Form vorhanden ist, müßten genauere Untersuchungen ergeben.

Reserveeiweiß (Volutin)

Eine wichtige Rolle als Reservestoff spielen bei Bakterien die Eiweißverbindungen. Dieselben finden sich in Form von Körnchen oder Tröpfchen im Cytoplasma abgelagert und wurden von älteren Beobachtern als „metachromatische Körnchen", von A. MEYER als „Volutin" bezeichnet. Der etwas ungewöhnliche Name Volutin gründet sich darauf, daß das Reserveeiweiß zuerst bei *Spirillum volutans* genauer untersucht wurde. Da zuerst von A. MEYER und seinen Schülern in wirklich exakter Weise umfassende Untersuchungen über das Reserveeiweiß angestellt wurden, und die älteren, unter anderen Namen angeführten Befunde meist nicht nachgeprüft werden können, dürfte es sich empfehlen, für das Reserveeiweiß der Bakterien den Namen „Volutin" beizubehalten, wobei zu berücksichtigen ist, daß dieses Volutin nicht in allen Fällen die gleiche chemische Zusammensetzung haben muß.

Besonders durch die Untersuchungen von GRIMME (1902) wurden folgende Eigenschaften des Volutins festgestellt: Es findet sich in der Bakterienzelle in Form kleiner, farbloser Tröpfchen, welche etwas stärker lichtbrechend sind als das Protoplasma, aber schwächer als die Fetttropfen. Durch Zerdrücken von Bakterien konnte GRIMME nachweisen, daß die Volutinmassen keine festen Körner bilden, sondern mehr oder weniger konsistente, zähflüssige Tropfen. Dieselben finden sich meist unregelmäßig verteilt im Protoplasma, sie können innerhalb einer Zelle annähernd gleiche, aber auch sehr verschiedene Größe haben, sind aber gewöhnlich kleiner als der Zellendurchmesser.

Eine besondere Erwähnung verdienen noch die sogenannten „Polkörner". Bei vielen Bakterienformen finden sich an den beiden Polen Körnchen oder auch weniger scharf begrenzte Stellen, die besonders stark Farbstoffe speichern und die eine gewisse Ähnlichkeit mit den Volutinkörnern erkennen lassen. Genauere umfassende Untersuchungen über die Eigenschaften dieser Polkörner fehlen bisher, es ist anzunehmen, daß es sich um dichtere Plasmamassen handelt, ob sie mit dem Volutin identisch sind, ist noch fraglich. Für die Diagnose der Bakterien spielen diese Polkörner eine große Rolle, namentlich bei gefürchteten Krankheiten wie Pest, Diphtherie und Typhus sind sie für die Erkennung der Krankheitserreger von großer Bedeutung.

Die Volutinkörnchen der Bakterien sind in Wasser löslich. In abgetöteten Bakterien verschwinden sie in kaltem Wasser in 2—3 Tagen, bei 80 Grad lösen sie sich schon in 5 Minuten, in kochendem Wasser noch schneller. Alkohol macht das Volutin schwer löslich, Formalin härtet dasselbe so weit, daß es wasserunlöslich wird. Eine ähnliche Fixierung erfolgt auch durch konzentrierte Prikrinsäurelösung. Gelöst wird das Volutin in verdünnten Säuren und Alkalien, ferner in Eau de Javelle, unlöslich ist es in Alkohol, Chloroform und Äther.

Verdünntes Methylenblau färbt die Volutinkörner blau und verursacht an lebendem Material eine Quellung derselben. Färbt man die ganze Bakterienzelle stärker mit Methylenblau, so entfärbt sich nach Zusatz von einprozentiger Schwefelsäure der ganze Protoplast, nur die Volutinkörner bleiben dunkelblau. Ähnliche Ergebnisse erhält man mit Karbolfuchsin. Färbt man durch Antrocknen fixiertes Bakterienmaterial mit Methylenblau und gibt nach Absaugen der Farblösung Jodjodkalium

zu, so färbt sich das Protoplasma braun, das Volutin schwarz. Setzt man zu dem Präparat nach Entfernen des Jodjodkaliums fünfprozentige Sodalösung zu, so verblaßt alles bis auf das Volutin, das sich nur langsam entfärbt und zuletzt auflöst. Eine wässerige Lösung von Rutheniumrot färbt das Volutin intensiv rot.

Die genaue chemische Zusammensetzung der Volutinkörner konnte bisher nicht festgestellt werden. Nach A. Meyer (1904) besteht es wahrscheinlich aus einer Nukleinsäureverbindung, ist aber kein Nukleoproteid. Die Volutinkörner in der Bakterienzelle sind sicher als Reservestoffe anzusehen. Beim Wachstum der Bakterien nimmt der Volutingehalt im Plasma zu bis zur beginnenden Sporenbildung, dann verschwindet es wieder, da es zum Aufbau der Spore verbraucht wird.

Nach den Untersuchungen Meyers (1904) finden sich den Volutinkörnern der Bakterien ähnliche Gebilde sehr häufig bei den Pilzen, auch bei Algen wurden sie beobachtet, bei den höheren Pflanzen scheinen sie dagegen zu fehlen.

Farbstoffe

Sehr viele Bakterien bilden mehr oder weniger intensive Farbstoffe. In den meisten Fällen ist bei mikroskopischer Betrachtung eine Färbung der einzelnen Individuen nicht festzustellen, die aus einer Ansammlung von sehr vielen Einzelzellen bestehenden Kolonien lassen die Farbe aber deutlich hervortreten. Wir unterscheiden bei Farbstoffbakterien zwei große Gruppen, die chromoparen und die chromogenen Formen. Die chromogenen Bakterien, die den Farbstoff in die umgebende Nährlösung ausscheiden, während die Bakterienzellen selbst nicht gefärbt sind, interessieren hier weniger, da die Farbstoffe lediglich als Stoffwechselprodukte aufzufassen sind und keinen eigentlichen Bestandteil der Zelle bilden.

Die chromoparen Bakterien scheiden keinen löslichen Farbstoff in die Umgebung aus, bei ihnen ist der Farbstoff an die Zelle gebunden. Genaue Untersuchungen über die Verteilung des Farbstoffes in der Zelle liegen bisher nicht vor. Es scheint meist das Plasma, zuweilen auch der Vakuoleninhalt gefärbt zu sein. Ob in der Membran größere Mengen Farbstoff eingelagert sind, konnte bisher nicht festgestellt werden.

Die roten und gelben Bakterienfarbstoffe sind meist wasserunlöslich, löslich dagegen in Alkohol, Äther, Schwefelkohlenstoff, Benzol und Chloroform. Manche Bakterienfarbstoffe zeigen ein ähnliches Verhalten wie das Karotin höherer Pflanzen. Die gelben, roten und orangenen Bakterienfarbstoffe werden durch Schwefelsäure blaugrün, durch Laugen rot gefärbt. Der bekannte tiefrote Farbstoff von *Bacterium prodigiosum*, von Lehmann und Neumann als Prodigiosin bezeichnet, ist in Alkohol mit granatroter Farbe löslich, Kalilauge färbt ihn gelb, verdünnte Säure violett, konzentrierte Schwefelsäure braunrot. Der schön veilchenblaue Farbstoff von *Bacterium violaceum*, einem überall im Wasser verbreiteten Organismus, ist wasserunlöslich, löslich dagegen in Äther, Benzol und Chloroform.

Die Frage, ob den Farbstoffen der chromoparen Bakterien eine biologische Bedeutung zukommt, ist bisher unentschieden. Shibata (1912) zeigte, daß verschiedene Farbstoffe fähig sind, Sauerstoff locker zu binden.

Ob hierin wirklich ein biologisch bedeutungsvoller Faktor zu erblicken ist, erscheint aber zweifelhaft. Sehr wesentlich ist, daß die Bildung der Farbstoffe in allen Fällen sehr weitgehend von äußeren Einflüssen abhängig ist. Durch Veränderung der Außenbedingungen kann die Farbstoffbildung wesentlich beeinflußt bezw. ganz aufgehoben werden. Auch unter konstanten Außenbedingungen treten sehr häufig Mutationen auf, die abweichende Färbungen zeigen oder denen die Farbe ganz fehlt.

Zellteilung

Die Zellteilung der Bakterien stellt einen scheinbar recht einfachen Vorgang dar. In einer ausgewachsenen, teilungsfähigen Zelle tritt senkrecht zur Längsachse eine Querwand auf und die Mutterzelle zerfällt in zwei Teile, die, zu normaler Größe herangewachsen, von neuem teilungsfähig sind. Bei manchen Kugelbakterien sind statt einer zwei oder mehrere Teilungsebenen vorhanden, aus einer Zelle entstehen dann gleichzeitig vier oder mehrere Tochterzellen. Die ungeheure Geschwindigkeit, mit der die Zellteilung vor sich geht, sei hier nur kurz angedeutet. Könnte sich z. B. ein Colibacillus von ungefähr 1 μ Länge und 0,5 μ Breite unter optimalen Bedingungen ungehindert weiter vermehren, so würde die aus dem einen Stäbchen entstandene Bakterienmasse in weniger als acht Tagen das Volumen der Erde übertreffen.

Die Teilungsvorgänge, die bei oberflächlicher Betrachtung sehr einfach erscheinen, sind natürlich sehr komplizierte Erscheinungen, die sich vielleicht am besten im Vergleich zur Teilung der Zellen höherer Pflanzen besprechen lassen.

Über die Zellteilung höherer Pflanzen besteht heute eine sehr umfangreiche Literatur, über die Teilung der Bakterien, die bei der sehr geringen Größe der Objekte natürlich viel schwieriger zu beobachten ist, ist noch verhältnismäßig wenig bekannt. Bei höheren Organismen sehen wir als erstes Stadium der Zellteilung gewöhnlich eine Kernteilung vorausgehen. Ob bei den Bakterien ein analoger Vorgang zu beobachten ist, ist zunächst noch sehr zweifelhaft. Die Zellkernfrage bei den Bakterien ist noch keineswegs gelöst, es ist fraglich, ob dieselben überhaupt echte Zellkerne besitzen. Eine Kernteilung vor der Zellteilung wurde jedenfalls bisher niemals einwandfrei beobachtet.

Das einzige bisher sicher beobachtete Anzeichen einer beginnenden Zellteilung ist das Auftreten einer Querwand. Bei manchen Bakterienformen ist vor der beginnenden Querwandbildung eine Längsstreckung der Zellen über die normale Durchschnittsgröße zu beobachten, bei vielen Formen beginnt die Querwandbildung aber auch in Zellen von normaler Größe.

Die näheren Einzelheiten der Wandbildung beschreibt MIGULA (System d. Bakt., Bd. I, S. 141) von *Bacillus oxalaticus* wie folgt: „Im Centrum des Stäbchens tritt eine große Vakuole auf, die das anfangs homogene Plasma an die Wand drängt. In dem zurückgedrängten Plasma treten später größere, ihren Eigenschaften nach dem Chromatin ähnliche Körnchen auf, deren nähere Bedeutung bisher unbekannt ist. Allmählich bildet sich gewöhnlich in der Mitte der Zelle eine ringförmige Plasmaanhäufung, welche rasch nach dem Inneren zu wächst und schließlich als Scheibe die centrale Vakuole in zwei Hälften teilt. Auch die

chromatinartigen Körnchen treten teilweise in diese Plasmascheibe oder Plasmabrücke über. Nach einiger Zeit bemerkt man dann von der Zellwand her leichte Vorsprünge in die Plasmascheibe eindringen, welche als eine ringförmige Neubildung von Membran zu deuten sind. Dieselben rücken allmählich immer weiter vor, bis sie im Inneren zusammenschließen und die neue Scheidewand zwischen den beiden Zellen darstellen".

Ob diese vorstehenden von MIGULA an dem verhältnismäßig sehr großen *B. oxalaticus* gemachten Beobachtungen auch allgemein für andere Bakterienformen zutreffen, läßt sich nicht sagen. In den meisten Fällen kann man auch mit den besten optischen Hilfsmitteln lediglich das Auftreten einer Querwand feststellen.

In allen Fällen bildet sich bei langgestreckten Bakterienformen die Querwand senkrecht zur Längsachse. Bei Kugelbakterien ist die Lage der entstehenden Wand scheinbar beliebig und nicht vorherbestimmt. Entstehen zwei oder mehrere Teilungsebenen, so stehen dieselben senkrecht aufeinander. Nach erfolgter Ausbildung der Trennungswand spaltet sich dieselbe in zwei Teile, jede Hälfte bildet die Begrenzung der Trennungsstelle der neu entstandenen Individuen. In den meisten Fällen bleiben die Trennungswände nicht gerade und senkrecht zu den Längswänden, sondern sie wölben sich mehr oder weniger stark vor, so daß die beiden Tochterzellen sich manchmal noch vor der vollständigen Trennung nur noch an einem Punkte berühren. In seltenen Fällen ist vor der Ausbildung der Querwand an der Trennungsstelle eine mehr oder weniger deutliche Einschnürung der Mutterzelle zu beobachten.

In einzelnen Fällen wurden von dem oben angegebenen Modus wesentlich abweichende Zellteilungen beschrieben, so z. B. von ZOPF (1885) bei *Bacterium merismopedioides* und von METSCHNIKOFF (1888) für *Pasteuria ramosa*. Die Beschreibungen genügen aber nicht mehr den heutigen Anforderungen der Wissenschaft, so daß ihnen eine wesentliche Bedeutung nicht beigelegt werden kann.

Fortpflanzungsorgane

Wie bekannt vermehren sich die Bakterien in der Hauptsache durch einfache Teilung der Zellen. Da fast alle bisher genauer untersuchten Organismen besondere Fortpflanzungsorgane besitzen, lag der Gedanke nahe, auch bei den Bakterien nach solchen zu suchen. Verhältnismäßig auffällig und daher schon länger bekannt sind die sogenannten Endosporen, die von manchen Bakterienformen gebildet werden und die als Dauerformen eine besondere biologische Rolle spielen. Als Fortpflanzungsorgane wurden ferner angegeben Gonidien und Arthrosporen. Eine Gonidienbildung ähnlich wie bei manchen Algen und Pilzen ist einwandfrei zu beobachten bei größeren Organismen wie *Crenothrix polyspora*, *Clonothrix fusca* und anderen Scheidenbakterien, diese Organismen sind aber nicht zu den Bakterien im engeren Sinne zu rechnen. Die Angaben über Arthrosporen sind zum Teil recht unklar und bedürfen jedenfalls noch eingehender Nachprüfungen.

In neuester Zeit wurden umfassende Untersuchungen über die Fortpflanzung der Bakterien von dem bekannten Bakteriologen LÖHNIS (1921) ausgeführt. Er unterscheidet als Fortpflanzungsorgane: 1. Gonidien, 2. Fortpflanzungskörper (regenerative bodies), 3. Endosporen und 4. Arthro-

sporen und Microcysten. Da von seinen Arbeiten bisher nur der 1. Teil (Literaturübersicht) vorliegt, kann auf die Untersuchungen nicht näher eingegangen werden, es unterliegt aber keinem Zweifel, daß seine Arbeiten einen wesentlichen Fortschritt in der Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Bakterien bringen werden.

Endosporen

Viele Bakterien bilden unter gewissen Außenbedingungen im Inneren der Zelle entstehende, stark lichtbrechende, ovale oder kugelrunde Gebilde, die Endosporen. Diese Sporen, die als Dauerzustände der kurzlebigen und leicht zerstörbaren Bakterien anzusehen sind, haben wegen ihres bedeutenden Widerstandes gegen äußere Einflüsse eine sehr wesentliche biologische Bedeutung. Sie wurden zum ersten Male beschrieben von PETRY (1852). Dieser untersuchte einen als *Sporonema gracile* bezeichneten Organismus. Seine heute nicht mehr ganz einwandfreien Beschreibungen und Abbildungen lassen erkennen, daß er zweifellos Bakteriensporen gesehen und abgebildet hat. Ein Auskeimen der Sporen hat PETRY nicht beobachtet. In weiten Kreisen bekannt sind die Untersuchungen von PASTEUR, der 1865 an einem für Seidenraupen pathogenen Bazillus Sporen beobachtete und ihre hohe Widerstandsfähigkeit richtig erkannte. Auch PASTEUR hat die Entstehung und das Auskeimen der Sporen nicht näher verfolgt, seine Vorstellung von der Morphologie dieser Gebilde entspricht nicht unserer heutigen Auffassung.

Eine in der Hauptsache unseren heutigen Kenntnissen entsprechende Beschreibung und Abbildung von Bakteriensporen wird zum ersten Male im Jahre 1876 von COHN veröffentlicht. Er weist die hohe Widerstandsfähigkeit der Sporen des Heubazillus gegen Erhitzen einwandfrei nach und beobachtet richtig die Entstehung der Sporen. Er sieht, wie die Stäbchen zu Fäden auswachsen und beschreibt die Sporenbildung wie folgt: „In dem homogenen Inhalt der Fäden treten stark lichtbrechende Körperchen auf, aus jedem dieser Körperchen entsteht eine oblonge oder kurz cylindrische, stark lichtbrechende dunkelcontourierte Spore. In den Fäden findet man daher die Sporen in einfachen Reihen geordnet.“ Weiter gibt er an: „Die entstandenen Sporen waren keimfähig, sie schwollen etwas an und trieben an einem Ende einen kurzen Keimschlauch. Der stark lichtbrechende Körper der Spore verschwand bald, der Keimschlauch glich dann einem Bazillenstäbchen, das sich in Bewegung setzte, durch Querteilung gliederte, dann fadenförmig verlängerte.“ In großen Zügen wäre damit das Wesen der Sporenbildung und Keimung geschildert.

Kurze Zeit später veröffentlichte ROBERT KOCH (1876) seine berühmte Arbeit über die Ätiologie des Milzbrandes, in der ebenfalls die Bildung und Keimung der Sporen richtig geschildert wurde. — Die ältere Literatur über die Sporenbildung, in der übrigens wesentlich Neues nicht berichtet wird, ist gut zusammengestellt und besprochen von MIGULA (1897). Neuere Untersuchungen über die Sporenbildung wurden ausgeführt von A. MEYER (1897, 1899), MIGULA (1898) und GRIMME (1902).

Die Sporenbildung bei *Bacillus asterosporus* verläuft nach A. MEYER wie folgt: Als erstes Stadium der Sporenbildung ist ein leichtes An-

schwellen des Bakterienstäbchens an einem Ende zu bemerken, und dieses in normalem Zustande flach gewölbte Ende des Stäbchens wird zu gleicher Zeit etwas zugespitzt. Innerhalb der angeschwollenen Stelle ist eine Vakuole mehr oder weniger deutlich zu erkennen. Ein stärker lichtbrechendes Körperchen (Zellkern?) ist manchmal innerhalb der Vakuole schon ohne Färbung zu erkennen. Der Inhalt der Vakuole wird hierauf dichter, er erscheint stärker lichtbrechend als das umgebende Cytoplasma. Die ganze Sporenanlage ist von einer hellen Zone umgeben und schließlich umgibt sich die in diesem Stadium noch hüllenlose Spore mit einer deutlichen Membran, die bei dem hier geschilderten *B. asterosporus* mit eigentümlichen Leisten versehen ist, während sie bei fast allen anderen Bakterien glatt bleibt. Die Spore kann schließlich durch Platzen der Membran der Mutterzelle frei werden, wobei sie anfangs meist noch von Cytoplasmaresten umgeben ist (s. Fig. 21).

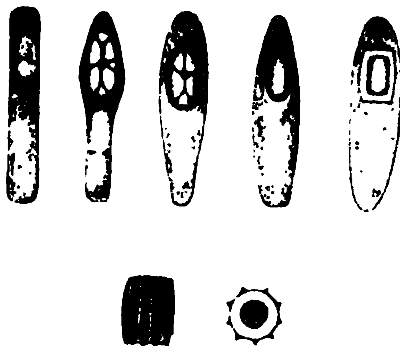


Fig. 21. Sporenentwicklung bei *Bac. asterosporus*. Unten fertige Spore, rechts im Querschnitt. (Nach A. MEYER.)

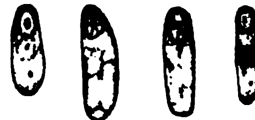


Fig. 22. Sporenbildung von *Bacillus amylobacter*, fixiert mit FLEMMINGscher Lösung. In den Sporenanlagen deutliche Kerne. Vergr. 2500. (Nach A. MEYER.)

Die fertige Spore hat zwei Hüllen, eine Intine und eine Exine. Die Exine von *B. asterosporus* ist in frischem Zustande etwas gelblich gefärbt, während die Intine farblos und schwach lichtbrechend ist. In der Spore liegt ein glattes, stark lichtbrechendes cylindrisches Körperchen, das bei der Keimung die Hüllen durchbricht. In verdünnter Fuchsinlösung färbt sich zunächst die Exine und erst nach längerer Zeit die Intine. Der Inhalt der Spore bleibt ungefärbt, wenigstens solange die äußere Sporenhülle unverletzt ist. In verdünnter Methylenblaulösung färben sich Intine und Exine gleichzeitig.

Die im Vorstehenden von *B. asterosporus* geschilderten Vorgänge der Sporenbildung dürften bei allen echten Bakterien entsprechend verlaufen (s. Fig. 22), bei manchen, von diesem normalen Typus wesentlich abweichenden Formen scheint noch ein anderer Modus der Sporenbildung vorzukommen.

Im Jahre 1902 beschrieb SCHAUDINN einen Organismus, den er im Darm der Küchenschabe gefunden hatte und den er als *Bacillus bütschlii* bezeichnet. Später beschäftigte sich auch A. MEYER (1903) mit diesem Organismus. *B. bütschlii* ist ein verhältnismäßig sehr großes Stäbchen, es wird über 20 μ lang und 4—6 μ breit. Nach SCHAUDINN wird hier die Sporenbildung eingeleitet durch das Anfangsstadium einer Zellteilung. Die Zellteilung wird jedoch nicht durchgeführt, sondern die im Entstehen begriffene Zellwand wird noch vor ihrer endgültigen Aus-

bildung wieder aufgelöst. In der Zelle vorhandene, nicht näher bestimmte Körnchen (Zellkerne, Volutin?) vermehren sich in diesem Entwicklungsstadium, wandern in der Zelle hin und her und nehmen schließlich „die Konfiguration eines geschlängelten Bandes an", das sich von Pol zu Pol zieht. An den beiden Enden des Bandes bildet sich sodann eine dichte Ansammlung der Körperchen, von dem geschlängelten Band bleibt nur noch eine einfache Körnchenreihe übrig. Die Körnchenansammlungen an den beiden Enden des Bakterienstäbchens stellen die Sporenanlagen dar, die sich schließlich mit zwei Häuten (Intine und Exine) umgeben und somit zwei endständige Sporen darstellen (s. Fig. 19).



Fig. 23. *Bacillus anthracis*. Vegetative Stäbchen, Ketten und Fäden, links oben Sporenketten. Vergr. 1000.

Der eben geschilderten Art der Sporenbildung wird von manchen Autoren eine besondere Bedeutung beigemessen, es soll sich bei diesen Vorgängen um eine Art primitiver Sexualität handeln. Es hat den Anschein, als ob zwei junge, allerdings noch nicht vollkommen getrennte Zellen nach Auflösung der im Entstehen begriffenen Membran miteinander verschmelzen, was an gewisse Vorgänge bei manchen Pilzen und Algen erinnert. Ein abschließendes Urteil über die interessanten Erscheinungen läßt sich vorläufig noch nicht geben. Die geschilderte Art der Sporenbildung wurde bisher nur in wenigen Einzelfällen beobachtet, und auch diese wurden nicht so genau untersucht, daß sie etwa als Beweis für sexuelle Vorgänge bei der Sporenbildung dienen könnten. Ähnliche Angaben macht SCHUSSNIG (1920) für *Bacillus caviae*. Inwieweit auch bei anderen Bakterien analoge Vorgänge, wie bei dem in vieler Hinsicht von dem normalen Typus abweichenden *Bacillus bütschlii* und *B. caviae* vorkommen, ist bisher nicht bekannt, in den weitaus meisten Fällen verläuft bei echten Bakterien die Sporenbildung aber sicher wie in dem von *Bacillus asterosporus* geschilderten Beispiel.

Die Größe und Form der fertigen Sporen ist je nach der Bakterienart natürlich sehr verschieden. In frischem Material bilden sie in ungefärbtem Zustande stark lichtbrechende Körnchen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit Öltröpfchen haben. Irgend eine Differenzierung der Sporen ist an frischem Material nicht zu beobachten. Die Oberfläche ist fast immer glatt, nur in sehr seltenen Fällen (z. B. *B. asterosporus*) durch Leisten oder Erhebungen anders gestaltet. Im allgemeinen ist die fertige Spore kleiner als die lebende Bakterienzelle, der Durchmesser der Spore übertrifft aber zuweilen etwas den der Mutterzelle, wodurch diese durch die Spore aufgetrieben wird. Bei stäbchenförmigen Bakterien liegt die Spore gewöhnlich in der Mitte des Stäbchens, oder sie ist einem Ende mehr oder weniger genähert. Nicht selten ist auch die sogenannte Trommelschlägerform, in diesem Falle sitzt die Spore

ganz am Ende des Stäbchens, das durch die Spore ziemlich bedeutend erweitert wird. Daß in einer Zelle zwei Sporen gebildet werden, kommt nur in seltenen Fällen vor.

Bei genauerer Untersuchung der Sporen (evtl. nach Kochen in Kalilauge) läßt sich erkennen, daß in allen Fällen zwei Hüllen vorhanden sind, eine äußere (Exine) und eine innere (Intine). Der in der Spore befindliche Protoplast muß aber noch eine dritte Hülle besitzen, die sich in der Spore zwar nicht sichtbar machen läßt, deren Vorhandensein aber bei der Keimung beobachtet werden kann. Bei der Keimung werden Intine und Exine gesprengt und abgeworfen, der neu entstehende Keimschlauch ist aber von einer besonderen Hülle umgeben.

Über die chemische Zusammensetzung der Sporenhäute ist noch wenig bekannt, auffällig ist aber ihre große Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse. Bei gewöhnlicher Färbung der Bakterien mit Anilinfarben werden die Sporen nicht mitgefärbt, sie erscheinen als helle Stellen in dem gefärbten Bakterienleib. Wenn man die Bakterien in den Farblösungen zum Kochen erhitzt, dringt die Farbe auch in die Spore ein, wird aber bei der Entfärbung sehr lange zurückgehalten, da auch die Membran der abgetöteten Sporen sehr wenig durchlässig für Farbstoffe ist. In der geringen Durchlässigkeit der Membran liegt wohl auch zum Teil die große Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen äußere Einflüsse begründet.

Keimung der Endosporen

Von wesentlichem Interesse ist die Keimung der Sporen. Daß die Bakteriensporen vor ihrer Keimung an eine bestimmte Ruhezeit gebunden sind, wie das bei den Samen vieler höherer Pflanzen der Fall ist, ist nicht bekannt. Die Sporen vieler Formen keimen unmittelbar nach ihrer Entstehung in demselben Nährmedium, in dem sie entstanden sind. Bei anderen Formen tritt eine Keimung nur ein, wenn man die Sporen auf einen frischen Nährboden bringt, eine biologisch wichtige Erscheinung, da ein Wachstum in alten verbrauchten Nährlösungen in vielen Fällen sehr unzweckmäßig sein würde. Von *Bacillus sporonema* wird angegeben, daß die Sporen nur auskeimen, wenn sie vorher ausgetrocknet waren.

Bei der Keimung der Sporen ist zunächst eine Vergrößerung des Volumens derselben zu beobachten, die durch Wasseraufnahme bedingt wird. Gleichzeitig mit dem Anschwellen der Sporen trübt sich der anfangs stark lichtbrechende Inhalt. Nach einiger Zeit reißt die Sporenhülle an einer Stelle auf, und zwar werden sowohl die Exine als auch die Intine gesprengt. Vor der Sprengung kann in einzelnen Fällen eine leichte Hervorwölbung der Häute beobachtet werden. Der Keimschlauch kann allmählich durch die Hüllen durchbrechen, zuweilen geschieht das auch sehr plötzlich und ruckweise. Die geplatzten Sporenhüllen verändern sich nicht weiter, sie sind abgestorben und haben für die weitere Entwicklung keine Bedeutung.

Bei kugelrunden Sporen scheint die Austrittsstelle des Keimschlauches ganz beliebig zu sein, langgestreckte Sporen keimen entweder an einem Polende (polare Keimung), oder seitlich ungefähr in der Mitte der Spore (äquatoriale Keimung). Als Beispiel sei erwähnt, daß der Heubacillus *(B. subtilis)* in der Regel äquatorial keimt, der Milzbrand-

bacillus dagegen polar. Die Art der Keimung kann als Unterscheidungsmerkmal der einzelnen Bakterienarten dienen, jedoch kommen bei den meisten Formen nicht selten Abweichungen von dem normalen Keimungstypus vor (s. Fig. 24—26).

Die Frage, ob bei den Sporen eine gewisse Stelle für den Austritt des Keimschlauches vorgebildet ist, ist noch unentschieden. Bei *B. bütschlii* soll ein Keimporus an einem Ende der Spore vorhanden sein, diese Beobachtung kann aber keineswegs für alle Bakterien verallgemeinert werden.

Der aus der Spore austretende Keimschlauch nimmt in kurzer Zeit die Form einer normalen Bakterienzelle an. Er ist von Anfang an mit einer vollständigen Membran umgeben, was darauf schließen läßt, daß

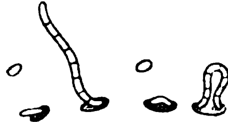


Fig. 24. Keimung des *Bacillus mycoides*. Vergr. 1000. (Nach HOLZMÜLLER.)

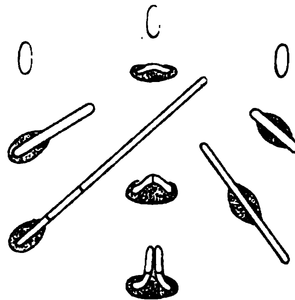


Fig. 25. Keimung des *Bacillus mycoides*. Vergr. 1000. (Nach HOLZMÜLLER.)

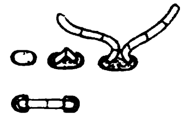


Fig. 26. Keimung des *Bacillus olfactorius*. Vergr. 1000. (Nach HOLZMÜLLER.)

bereits die ruhende Zelle innerhalb der Spore außer von der Intine und Exine noch von einer dritten Membran umgeben ist. Die unmittelbar aus den Sporen entstandenen Zellen gleichen nicht immer vollkommen älteren Exemplaren. Es wurde z. B. beobachtet, daß bei manchen Bakterienarten mit Geißeln die unmittelbar aus den Sporen entstehenden Stäbchen unbegeißelt sind, erst nach mehrmaliger Teilung tritt die normale Begeißelung auf. A. MEYER (1897) gibt für *B. asterosporus* an, daß die aus der Spore entstehenden Stäbchen zwar von Anfang an begeißelt sind, daß diese Geißeln aber dünner und kürzer sind als bei durch Teilung entstandenen Exemplaren, und daß erst nach mehrmaliger Teilung der Keimstäbchen die normale Begeißelung wiedererlangt wird.

Die Entstehung der Bakteriensporen ist in hohem Grade abhängig von Außenbedingungen. Vor allem sind es Temperatur, Sauerstoffdruck und Wassergehalt des Nährbodens, die auf die Sporenbildung einwirken. Vom Milzbrandbacillus z. B. ist bekannt, daß Sporenbildung nur bei Sauerstoffzutritt stattfindet, in sauerstofffreiem Raume werden unter sonst gleichen Bedingungen niemals Sporen gebildet. Andrerseits können viele anaerobe Bakterien nur bei völligem Sauerstoffabschluß Sporen erzeugen. Beim Milzbrandbacillus beträgt die minimalste Temperatur, bei der Sporen entstehen können, 12 Grad, obwohl unterhalb dieser Temperatur noch gutes Wachstum möglich ist.

Von großer Bedeutung wäre die Entscheidung der Frage, ob alle Bakterien fähig sind, Endosporen zu bilden, oder ob diese Fähigkeit nur

bestimmten Arten zukommt. Nach den jetzt üblichen Regeln der Bakteriologie werden die Bakterien ja unterschieden in sporenbildende und sporenlose Arten. Es ist allgemein bekannt, daß z. B. *Bacterium coli, typhi, prodigiosum, pyocyaneum* usw. niemals Sporen erzeugen, dagegen können solche fast in allen Kulturen beobachtet werden bei *Bacillus anthracis, subtilis, mesentericus, mycoides, tetani* usw. Die wiederholt einwandfrei bewiesene Tatsache, daß sporenbildende Bakterien unter gewissen äußeren Bedingungen das Sporenbildungsvermögen dauernd verlieren können, gibt aber sehr zu denken. Es liegt gar kein Grund vor anzunehmen, daß nicht andrerseits die bisher als sporenlos angesehenen Stämme unter gewissen Außenbedingungen solche bilden könnten. Die Untersuchungen über die Variabilität der Bakterien, die erst in neuester Zeit und nur von einzelnen Forschern ernstlich aufgenommen worden sind, dürften auch auf diesem Gebiete sehr wesentliche Aufschlüsse ergeben.

Arthrosporen und Exosporen

Als Arthrosporen bezeichnet man einfache Abschnürungen vegetativer Zellen, Exosporen entstehen ebenfalls durch Abschnürung von Zellstücken, die aber terminal stattfindet, zuweilen auch an besonderen Abzweigungen oder Ausstülpungen der vegetativen Zelle. In vielen Fällen bleibt es der Willkür des Autors überlassen, die betr. Fortpflanzungsorgane Arthrosporen oder Exosporen zu nennen, eine scharfe Trennung der beiden Gruppen ist nicht immer möglich.

Bei vielen Pilzen spielt die erwähnte Art der Sporenbildung eine bedeutende Rolle, sehr schwierig dagegen ist die Beurteilung dieser Fortpflanzungsorgane bei den Bakterien. Unter allen möglichen äußeren Einflüssen können Bakterienzellen in kleine Teilstücke zerfallen. Falls diese Teilstücke lebensfähig sind, zu einer vegetativen Zelle auswachsen und sich weiter vermehren können, müssen sie wohl als Arthrosporen oder Exosporen bezeichnet werden. Es ist aber bei der geringen Größe der Bakterien mit technischen Schwierigkeiten verbunden, die Entstehung der Sporen und die Weiterentwicklung der einzelnen Teilstücke einwandfrei zu verfolgen, auch ist oft schwer zu entscheiden, ob die Körperchen nicht einfach durch echte, normale Zellteilung entstanden sind, daß sie also ganz reguläre Bakterienzellen darstellen, die lediglich durch äußere Einflüsse ihre normale Größe nicht erreicht haben.

Dem heutigen Stande der Wissenschaft entsprechend streng durchgeführte Untersuchungen über die Bildung von Arthrosporen und Exosporen und über die Weiterentwicklung dieser Gebilde liegen bisher nicht vor. Es finden sich aber in der Literatur viele unabhängig voneinander entstandene Einzelberichte über Arthrosporen und Exosporen, daß als sicher angenommen werden kann, daß diese Art der Fortpflanzung bei den Bakterien eine größere Rolle spielt, als man bisher annahm.

Von bekannten älteren Autoren vertraten z. B. DE BARY (1884) und HUEPPE (1885) die Ansicht, daß bei Bakterien die erwähnten Sporen vorkommen. Fig. 27 u. 28 stellen die Bildung von „Arthrosporen" (wohl besser als Exosporen zu bezeichnen) bei *Vibrio Cholerae* dar. Ähnliche Beobachtungen beschrieb KURTH (1883) bei *Bacillus Zopfii.* Später be-

schrieb MATZUSCHITA (1902) Arthrosporen bei einem „proteusartigen Luftbacillus". Er gibt an, daß die Stäbchen in kurze, nicht immer kugelrunde, unregelmäßig große Teilstücke zerfielen.

Mit dem Studium seiten- und endständiger Exosporen hat sich besonders MEIROWSKY (1914) beschäftigt. Er beobachtete vor allem beim Tuberkelbacillus, dann auch beim Leprabacillus, beim Erreger des Paratyphus B. und der GÄRTNERschen Enteritis, sowie bei verschiedenen Spirillen und Spirochäten meist seitlich auf kurzen Stielen der vegetativen Zelle aufsitzende, kugelige Gebilde, die er als „Knospen" bezeichnet.

Ob es sich bei diesen Gebilden um wichtige Fortpflanzungsorgane handelt, oder nur um Degenerationsformen, die evtl. zu weiterer Ent-

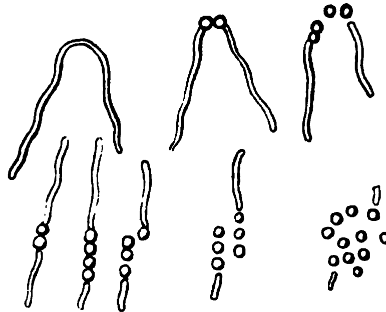


Fig. 27. Arthrosporen von Kommabazillen. (Nach HUEPPE.)



Fig. 28. Arthrosporen von Kommabazillen *(Cholera asiatica).* (Nach HUEPPE.)

wicklung fähig sind, scheint mir noch nicht entschieden. Es müßten auf diesem Gebiete noch umfassende, exakte Untersuchungen ausgeführt werden. Es ist zu hoffen, daß vor allem die Untersuchungen von LÖHNIS über den Entwicklungsgang der Bakterien wichtige Aufschlüsse über diese Frage ergeben werden.

Gonidien und Schwärmsporen

Als Gonidien bezeichnet man im allgemeinen Fortpflanzungskörper, die innerhalb einer Mutterzelle durch Abschnürung und Teilung des Inhalts entstehen. Es ist bei Bakterien nicht leicht, eine scharfe Abgrenzung von der Entstehungsweise der Arthrosporen zu finden. Als typisches Beispiel für die Bildung echter Gonidien seien die großen Wasserbakterien *Crenothrix polyspora* und *Clonothrix fusca* erwähnt. Die kettenförmig aneinandergereihten, von einer gemeinsamen Scheide umgebenen Einzelzellen können sich durch zwei oder mehr Ebenen teilen, die Teilstücke runden sich ab, treten aus der Mutterscheide heraus und werden vom Wasser verbreitet. Es kommt häufig vor, daß die Gonidien schon innerhalb der alten Scheide auskeimen. Sie bilden nach der Keimung wieder normale Zellen, die sich kettenförmig aneinanderreihen und von einer neuen Scheide umgeben werden.

Die Gonidien von *Crenothrix* und *Clonothrix* sind recht verschieden groß, je nachdem sich die Mutterzelle, aus der sie entstehen, ein oder mehrere Male teilt. Es kommt sogar vor, daß sich eine Zelle zur Spore abrundet, ohne sich vorher geteilt zu haben. Solche größere und kleinere Sporen findet man oft in demselben Mutterfaden. Es erscheint nicht angebracht, in vorliegendem Falle von Makrogonidien und Mikrogonidien zu sprechen, wie das verschiedene Autoren tun, da bisher keinerlei Verschiedenheit in der Entwicklung und Bedeutung der großen und kleinen Sporen nachgewiesen werden konnte. Die Gonidien sind unbeweglich, sie besitzen keinerlei Bewegungsorgane und können nur durch die Strömung des Wassers verbreitet werden.

Bei *Crenothrix* und *Clonothrix* werden außer den unbeweglichen Gonidien noch mit Geißeln versehene Schwärmsporen gebildet. Es können einzelne vegetative Zellen aus der Gallertscheide austreten, sie schwimmen im Wasser umher und setzen sich an einem festen Gegenstand fest. Hierauf entwickeln sie sich wieder zu normalen unbegeißelten Zellen, die sich mit einer Scheide umgeben. Ähnliche Fortpflanzungsorgane bildet der bekannte Wasserorganismus *Cladothrix dichotoma*. Bei dem Eisenbakterium *Leptothrix ochracea* scheinen die unbeweglichen Gonidien innerhalb der Scheide zu fehlen, dagegen lassen sich die Schwärmzellen in Kulturen sehr leicht erhalten.

Auch bei der zu den Schwefelbakterien gehörigen Gattung *Thiothrix* treten nach WINOGRADSKY (1888) einzelne Zellen aus der Scheide aus, die als Gonidien bezeichnet werden können. Diese Gonidien haben keine Geißeln, können sich aber wie die Oscillarien durch Kriechen fortbewegen.

Die bisher angeführten Beispiele über Gonidien- und Schwärmsporenbildung beziehen sich auf verhältnismäßig große Wasserorganismen, die nicht zu den Bakterien im engeren Sinne gerechnet werden können. Wir können diese Erscheinungen keineswegs für echte Bakterien verallgemeinern. Erwähnt sei noch, daß der in der Literatur bei Besprechung der Fortpflanzungsorgane häufig erwähnte als „*Phragmidiothrix multiseptata*“ bezeichnete Organismus nach einer Abbildung von ENGLER (1882) ein typischer, sporenhaltiger *Crenothrix*-Faden ist.

Einer besonderen Erwähnung bedürfen die Ausführungen von LÖHNIS (1921) über die Gonidien als Fortpflanzungsorgane der Bakterien. Er gibt zunächst eine sehr ausführliche Zusammenstellung aus der Literatur über Fälle, in denen kleine Inhaltskörper der Bakterienzelle als Fortpflanzungskörper (Gonidien) beschrieben werden. Es handelt sich hierbei in den meisten Fällen um Erscheinungen, die nach den bisher herrschenden Anschauungen als Reservestoffe (Volutin, Fett usw.) gedeutet wurden, zuweilen auch als „körniger Zerfall“ des Zellinhaltes oder andere Absterbeerscheinungen.

Zusammenfassend gibt LÖHNIS über die Gonidien der Bakterien ungefähr folgende Beschreibung: Die Gonidien spielen eine wichtige Rolle für die Vermehrung und Fortpflanzung der Bakterien. Zwei bis vier oder mehr Gonidien können in einer Zelle gebildet werden. Sie können noch innerhalb der Mutterzelle zu wachsen beginnen, indem sie Anschwellungen oder Verzweigungen oder sogar neue vegetative Zellen innerhalb der alten Membran bilden. Sie können entweder selbständig die Zellwand durchbrechen oder sie gelangen durch Aufreißen oder Auf-

lösung der Membran ins Freie. Manchmal bleiben sie noch eine Zeitlang an der Mutterzelle haften vermittels eines verhältnismäßig langen Stieles.

Die meisten Bakteriengonidien, vielleicht auch alle, besitzen aktive Eigenbewegung, das Bewegungsorgan ist eine lange Geißel. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzen ist nicht viel größer als die vegetativer Zellen, sie sind aber widerstandsfähiger gegen andere äußere Einflüsse, besonders gegen Austrocknen. Das direkte Auswachsen der Gonidien in künstlichen Kulturen zu vegetativen Zellen ist schwer zu beobachten, wird aber von verschiedenen Bakterienformen beschrieben.

In älteren Kulturen beinahe aller Bakterienarten treten unter gewissen Bedingungen Riesenzellen auf, die meist als Involutionsformen angesehen werden. Es sind meist kugelig, schlauchförmig oder keulig aufgetriebene Gebilde, welche die Größe der vegetativen Zellen um ein Vielfaches übertreffen. Löhnis beschreibt diese Riesenzellen als „Gonidangien". In ihnen sollen sich zahlreiche Gonidien bilden. Die Beschreibungen, die bisher in der Literatur über die von Löhnis als Gonidien beschriebenen Gebilde vorliegen, genügen nicht, um einen wirklich sicheren Beweis für diese Vermehrungsart der Bakterien zu liefern. Nach Löhnis bilden sich solche Gonidien und Gonidangien auch bei Strahlenpilzen. Ich habe diese Formen lange Zeit genau untersucht. Ein körniger Zerfall des Plasmainhaltes der Strahlenpilzfäden ist leicht zu beobachten. Daß die einzelnen im Inneren der Fäden entstehenden Kügelchen weiter lebens- und vermehrungsfähig sind, konnte ich niemals beobachten. Sehr häufig sind bei allen Strahlenpilzen kugelige und keulige Anschwellungen der Fäden zu beobachten, die nach Löhnis als Gonidangien zu bezeichnen wären. Ich bin bei meinen Untersuchungen zu der Überzeugung gekommen, daß die Kugeln und Keulen, die den Durchmesser der vegetativen Fäden um ein Vielfaches übertreffen können, lediglich vegetative Fäden darstellen, die durch äußere Einflüsse in ihrem Längenwachstum gehindert wurden. Es läßt sich sehr genau beobachten, wie die Kugeln aus den Fäden entstehen, und wie sie unter anderen Außenbedingungen wieder zu normalen Fäden auswachsen. Einen sporenähnlichen Inhalt derselben habe ich nicht beobachten können (vgl. Lieske 1921).

Diese an Strahlenpilzen gemachten Beobachtungen schließen aber keineswegs aus, daß die von Löhnis gegebenen Darstellungen über die Gonidien der Bakterien zutreffend sind. Seine Angaben gründen sich auf zahlreiche, meist unabhängig voneinander entstandene Berichte der Literatur. Eine zusammenfassende experimentelle Bearbeitung dieses Gebietes kann vielleicht sehr wesentliche, die ganzen Grundlagen der wissenschaftlichen Bakteriologie umgestaltende Ergebnisse hervorbringen.

Filtrierbare Vira

Es ist seit langem bekannt, daß die Erreger gewisser Krankheiten, die wie Bakterienkrankheiten übertragbar sind, filtriert werden können. Über die Natur dieser filtrierbaren Krankheitsstoffe sind verschiedene Meinungen verbreitet. Man kann einerseits annehmen, daß es sich um äußerst kleine Organismen handelt, deren Größe unterhalb der Beobachtungsmöglichkeit liegt, und die daher imstande sind, die engen Poren

der Filterkerzen zu passieren. Dieser Annahme stehen mancherlei Bedenken entgegen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Andrerseits wird angenommen, daß die betreffenden Krankheitserreger flüssige Gifte sind, die aber auf wenig erklärliche Weise viele Eigenschaften mit lebenden Mikroorganismen gemeinsam haben.

Durch solche filtrierbare Krankheitsstoffe hervorgerufen wird z. B. die Mosaikkrankheit von Tabak, Kartoffeln, Gurken usw., eine gefürchtete, sich in den letzten Jahren immer mehr ausdehnende Pflanzenkrankheit, die den Anbau der erwähnten Kulturpflanzen stark schädigen kann. Als Krankheiten bei Tieren seien nur erwähnt die Geflügelcholera und die Tollwut der Hunde, auch die jetzt so gefürchtete Grippe scheint hierher zu gehören. Es ist nun sehr interessant, die Ansicht von LÖHNIS über die filtrierbaren Krankheitserreger, die ganz neue Gesichtspunkte ergeben, zu erörtern. Er führt ungefähr folgendes aus:

Die Größe der Bakteriengonidien schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen, namentlich dann, wenn sie innerhalb eines Gonidangiums entstanden sind. Bei kleineren Formen beträgt ihr Durchmesser ungefähr 0,1—0,3 μ. Eine mehr oder weniger große Zahl von Gonidien ist daher in der Lage, Bakterienfilter (Chamberland- und Berkefeldkerzen) zu passieren. Ein solches Filtrat, das von Bakterienzellen vollkommen frei ist, kann infolge der darin enthaltenen Gonidien dieselbe Wirkung haben wie die Bakterien selbst. Solche filtrierbaren Gonidien spielen in der Literatur als Krankheitserreger eine Rolle unter dem Namen: Filtrierbare Vira, infektiöse Granula oder sogenannte Chlamydozoen.

Im allgemeinen scheinen sich die filtrierbaren Gonidien als solche zu vermehren, aus den Gonidien entstehen also meist wieder Gonidien. Unter gewissen Bedingungen, besonders im Tierkörper, wurde aber eine Regeneration typischer vegetativer Zellen beobachtet. Auch das Plasma toter oder absterbender Tier- und Pflanzenzellen stellt einen günstigen Nährboden für die Regeneration vegetativer Bakterienzellen dar.

Die Ausführungen von LÖHNIS sind jedenfalls sehr interessant und geben wesentlich neue Gesichtspunkte für die Erforschung der filtrierbaren Krankheitserreger. Es ist wohl anzunehmen, daß nicht alle diese Erscheinungen auf die gleiche Weise zu erklären sind, daß die Erklärungen von LÖHNIS in einzelnen Fällen zutreffen, ist, soweit sich das aus den bisher vorliegenden Berichten ersehen läßt, durchaus wahrscheinlich.

Das symplastische Entwicklungsstadium der Bakterien

Im Jahre 1916 veröffentlichten LÖHNIS und SMITH eine vorläufige Mitteilung über den Entwicklungsgang der Bakterien, in der zum ersten Male für die gesamte Entwicklung der Bakteriologie sehr wesentliche Ansichten ausgesprochen und durch exakte Untersuchungen belegt wurden. LÖHNIS war zu der Überzeugung gekommen, daß das, was wir gewöhnlich als Bakterienzelle ansehen, lediglich ein bestimmtes Entwicklungsstadium dieser Organismen darstellt. Er nimmt an, daß in dem Entwicklungscyklus der Bakterien ein Stadium besteht, in dem die bekannte, fest umgrenzte Zellnatur aufgehoben ist, und der Organismus

nur eine undifferenzierte, formlose, plasmaartige Masse darstellt. Aus dieser formlosen Masse sollen sich die regulären Bakterienzellen wieder regenerieren können.

In seiner ersten Arbeit gibt LÖHNIS über das Symplasma der Bakterien eine kurze zusammenfassende Beschreibung, die wegen ihrer Wichtigkeit für weitere Bakterienforschungen wörtlich angeführt sein soll: „All bacteria studied live alternately in an organized and in an amorphous stage. The latter has been called the „symplastic" stage, because at this time the living matter previously inclosed in the separate cell undergoes a thorough mixing either by a complete disintegration of cell wall, as well as cell content, or by a „melting together" of the content of many cells which leave their empty cell walls behind them. In the first case a readily stainable, in the latter case an unstainable, „symplasm" is produced.

According to the different formation and quality of the symplasm the development of new individual cells from this stage follows various lines. In all cases at first „regenerative units" become visible. These increase in size, turning into „regenerative bodies" which later, either by germinating or by stretching, become cells of normal shape. In some cases the regenerative bodies also return temporarily into the symplastic stage.

The life cycle of each species of bacteria studied is composed of several subcycles showing wide morphological and physiological differences. They are connected with each other by the symplastic stage. The transformation of spore-free into spore-forming bacteria seems to be dependent on the conditions acting upon the symplasm and regenerative bodies."

Daß Bakterien sich unter gewissen Außenbedingungen zu einer formlosen Masse auflösen können, ist jedem Bakteriologen eine bekannte Tatsache. In vielen künstlichen Kulturen läßt sich dieser Vorgang regelmäßig beobachten. Nach der bisherigen Auffassung mußte dieser Zerfall der Bakterien als Absterbeerscheinung aufgefaßt werden, die zurückbleibende schleimige Masse wurde als lebloses Zersetzungsprodukt angesehen. Der geschilderte Vorgang wurde in letzter Zeit häufig als „Autolyse" beschrieben. Auch die bei vielen Bakterien beschriebene „Zooglöen-Bildung" dürfte mit dieser Erscheinung identisch sein.

LÖHNIS (1921) bezeichnet das Auflösungsprodukt der Bakterien als „Symplasma" und gibt eine sehr ausführliche Zusammenstellung aus der Literatur von Fällen, in denen die Entstehung und Weiterentwicklung des Symplasmas beschrieben wird. Es handelt sich meist um beiläufige Bemerkungen, denen seitens der Bakteriologen keine ernstliche Bedeutung beigemessen wurde. Auf Grund seiner eingehenden Literaturstudien und eigenen Untersuchungen kommt LÖHNIS zu folgenden Schlüssen:

Durch teilweise oder vollständige Auflösung vegetativer Bakterienzellen oder von Reproduktionsorganen wird eine plasmatische Masse, das Symplasma gebildet, das nach einer bestimmten Ruheperiode und abhängig von äußeren Einflüssen sich in neue Bakterienzellen der ursprünglichen Form oder auch von mehr oder weniger abweichender Gestalt umwandeln kann. Die Bildung des Symplasmas wurde bei vielen verschiedenen Bakterienarten sowohl in jungen als auch in alten Kulturen beobachtet, auch bei Fadenbakterien und Strahlenpilzen. Bei vielen

Infektionskrankheiten wird Symplasma im Inneren des Körpers gebildet, es verursacht zum Teil die Bildung der sogenannten hyalinen und amyloiden Substanz.

Die sogenannte Autolyse der Bakterien ist teilweise identisch mit der Bildung des Symplasmas. Die Auflösung der Zellen ist aber nicht gleichbedeutend mit dem Absterben der lebenden Substanz, und die Regeneration einer normalen Zelle aus dem Symplasma stellt keine Neubildung von Organismen aus toter Substanz dar (Heterogenesis).

Die Entstehung des Symplasmas der Bakterien verläuft in zwei Phasen. Zuerst ballen sich die Zellen zu kleineren und größeren Klumpen zusammen. Dann erst findet eine mehr oder weniger vollständige Auflösung der Zellen statt, es entsteht eine krümelige oder schleimige Masse, welche die Gestalt von Flocken, unregelmäßigen Klumpen oder runden Körpern annimmt, die zuweilen amöboide Bewegungen ausführen können. Bei der Auflösung der zusammengeballten Zellen bleiben die leeren Zellwände entweder als leichte Schatten, aber noch deutlich erkennbar, zurück, oder sie werden undeutlich, bilden ein mehr oder weniger homogenes Symplasma von körniger oder vollkommen hyaliner Struktur. Die Färbbarkeit des Symplasmas ist sehr verschieden, es besitzt eine ziemlich hohe Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien.

Die verschiedenen Typen des Symplasmas können bei ein und derselben Bakterienart vorkommen, eine Type kann in die andere übergehen. Das Vorhandensein oder Fehlen der amöboiden Bewegung ist kein Artmerkmal, auch nicht die gelegentlich vorkommende Einkapselung des Symplasmas. Sowohl alle Formen der vegetativen Zellen als auch die Fortpflanzungsorgane der Bakterien können in das symplastische Stadium übergehen.

Die Neubildung von vegetativen Zellen aus dem Bakteriensymplasma verläuft auf verschiedene Weise, je nach den inneren oder äußeren Bedingungen. Zuerst werden immer Regenerationsorgane (Gonidien) sichtbar, die entweder einzeln zu einer Zelle heranwachsen, oder sich zu mehreren zusammenlagern und mit einer gemeinsamen Membran umgeben, so daß sofort ausgewachsene Zellen entstehen. Gewöhnlich beginnt die Zellbildung am äußeren Rande der Symplasma-Klumpen, wobei sie sich zuweilen sternförmig gruppieren. Manchmal entstehen die Zellen auch gleichzeitig in der ganzen Symplasmamasse. Die neu entstehenden Zellen sind meist nicht gleichmäßig gestaltet, sie weichen mehr oder weniger voneinander ab. Zuweilen werden im Symplasma zuerst lange, schleimige, unregelmäßig begrenzte Fäden gebildet, die durch Zusammenziehung oder Segmentation normale Zellen bilden. Im allgemeinen wird das ganze Symplasma vollständig zu neuen Zellen umgebildet, zuweilen verdickt sich die äußere Schicht und umschließt die ganze Kolonie der neugebildeten Zellen (Macrocystenbildung).

Die vorstehenden Ausführungen von LÖHNIS sind außerordentlich interessant und von großer Bedeutung. Die geschilderten tatsächlichen Befunde sind allen Bakteriologen aus eigener Erfahrung bekannt. Sowohl die Auflösung der Bakterien als auch das Auftreten von gallertigen oder schleimigen Massen, in die Bakterienstäbchen oder Kokken eingelagert sind, lassen sich leicht beobachten. Sehr schwierig ist aber zu entscheiden, ob die Deutung dieser Befunde richtig ist. Bisher nahm man fast allgemein an, daß die sich auflösenden Bakterien abgestorben

sind, und die Bakterienzellen in den Schleimklumpen können durch rein mechanische Anlagerung erklärt werden. Es wird noch umfassende Arbeiten der Bakteriologen erfordern, um zu entscheiden, ob die Angaben von LÖHNIS, für deren Richtigkeit allerdings schon viele Anhaltspunkte vorliegen, allgemein gültig sind. Die gesamte Bakteriologie würde damit in ein neues Stadium eintreten.

Die sexuelle Fortpflanzung

In den letzten Jahren hat sich immer mehr gezeigt, wie verbreitet die sexuelle Fortpflanzung bei allen Lebewesen ist. Bei vielen Organismen, die wir noch vor kurzer Zeit für geschlechtslos hielten, konnten sexuelle Vorgänge festgestellt werden. Von den Bakterien war bisher nur die ungeschlechtliche Vermehrung durch Teilung allgemein bekannt und anerkannt. Es wäre nun höchst auffällig, wenn eine so wichtige Organismengruppe, die eine ganz ungeheure Verbreitung in der Natur und eine erstaunliche Wachstumsintensität besitzt, im Gegensatz zu allen in dieser Hinsicht genauer untersuchten Lebewesen keinerlei Sexualität aufweisen würde.

Zum ersten Male wird auf eine Sexualität der Bakterien wohl von SCHAUDINN (1902) hingewiesen. Er stellte genauere Untersuchungen mit einem verhältnismäßig großen Organismus, dem *Bacillus bütschlii* an, und beobachtete, daß vor der Sporenbildung in der betreffenden Zelle oft eine Querwand gebildet wird, die aber vor der vollständigen Trennung der beiden Tochterzellen wieder aufgelöst wird. Er beschreibt den Vorgang wie folgt: „Wenn man ein grob granuliertes Stäbchen in einem Tröpfchen Darmsaft der Küchenschabe isoliert, so bemerkt man schon nach ungefähr 30 Minuten das Auftreten eines größeren glänzenden Kornes mit hellem radiärem Alveolenhofe im Centrum des Stäbchens. Genau so wie bei der Teilung des vegetativen Stadiums verbreitert sich dieses Körnchen und wächst in 20—40 Minuten zu einer quergelagerten Scheidewand aus, die sich am lebenden wie am gefärbten Objekt in nichts von der bei der Teilung auftretenden stärker lichtbrechenden und färbbaren Platte unterscheidet.

In diesem Stadium verweilt der Bacillus ungefähr 1—2 Stunden. Irgendwelche Veränderungen wurden während dieser Zeit im Inneren nicht wahrgenommen. Nach dieser Zeit wird ganz allmählich die stark lichtbrechende Scheidewand schwächer lichtbrechend und dünner, nach einer halben Stunde ist sie ganz verschwunden, der Bacillus sieht genau so aus wie vorher. Schließlich wird ein Stadium erreicht, in welchem die Querwand nur ganz zart als eine Reihe glänzender Körnchen wahrzunehmen ist. Letztere verlieren dann auch ihre regelmäßige Anordnung in einer Linie, und der Bacillus sieht genau so aus, wie vor seinem Teilungsversuch.“ Vor der Ausbildung der Spore läßt sich eine deutliche Plasmaströmung in der Zelle beobachten.

SCHAUDINN weist auf verschiedene andere Organismen hin, bei denen ebenfalls eben aus einer Zelle entstandene Tochterzellen wieder verschmelzen, und sieht darin den „höchsten Grad der Selbstbefruchtung“. Er sagt: „Als einen ähnlichen Vorgang fasse ich Teilung und darauf folgende Verschmelzung des Inhaltes von *Bacillus bütschlii* vor der Sporenbildung auf, und erblicke ebenso wie HERTWIG den Zweck dieser

primitivsten Art der Kopulation in Verbindung mit den Vorgängen der Sporenbildung in einer Reorganisation der durch anhaltende Teilung geschwächten vitalen Funktionen der Zelle."

Zu den Ausführungen SCHAUDINNS ist besonders zu bemerken, daß *B. bütschlii* eine von den echten Bakterien in vieler Hinsicht abweichende Organismenform ist, seine Befunde können keineswegs für alle Bakterien verallgemeinert werden. Ob in den bei *B. bütschlii* beobachteten Vorgängen wirklich eine primitive Sexualität zu erblicken ist, müßte durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

Eine bisher ganz vereinzelt dastehende Auffassung von der sexuellen Fortpflanzung der Bakterien veröffentlichte ENDERLEIN (1921). Er untersuchte vor allem Reinkulturen des Cholerabacillus mit Hilfe des Ultramikroskopes und beschreibt seine Beobachtungen wie folgt: „Gewisse Erscheinungsformen der Bakterien, auf festen Nährboden ausgesät, erweisen sich als steril und erscheinen abgestorben, während die gleiche Form nach kurzer Passage in flüssigen Nährböden (z. B. Peptonwasser) völlig lebenskräftige Individuen ergeben." ENDERLEIN untersuchte auf festen Nährböden nicht anwachsendes Choleramaterial in Peptonwasserkulturen, die er in Zwischenräumen von 15 zu 15 Minuten untersuchte. „So wurde gewissermaßen ein morphologisches Kesseltreiben veranstaltet, das am 22. 2. 1915 mit der Entdeckung der männlichen (♂) und weiblichen (♀) Individuen und der Überzeugung endete, daß bei Bakterien wirklich geschlechtliche Fortpflanzung stattfindet." ENDERLEIN führt eine große Anzahl neuer Bezeichnungen ein, die männlichen Individuen nennt er z. B. Spermit, die weiblichen Oit. Bei seinen mit Cholerabacillen ausgeführten Untersuchungen sollen sich männliche Zellen gebildet haben, die er wie tierische Spermazellen mit einem Kopfdurchmesser von 0,25—0,35 μ beschreibt und abbildet. Die weiblichen Zellen sollen aus einer Cytoplasmakugel bestehen, „bei der das wandständige Mychomer (reduzierter Kern) ungewöhnlich stark über die Kugelfläche herausragt und so einen auffälligen warzenartigen Höcker auf dem Oit bildet". Sogar der Vorgang der Befruchtung wird von E. beschrieben und abgebildet.

Daß die Ausführungen von ENDERLEIN sämtlich zutreffend sind, erscheint sehr zweifelhaft. Daß aber in seinen Beschreibungen, die von den z. Z. herrschenden Ansichten ganz wesentlich abweichen, manches Richtige enthalten ist, ist nicht ausgeschlossen. Die von ihm als Gameten beschriebenen Körperchen sind anscheinend Gonidien im Sinne von LÖHNIS, daß solche schwärmende Körperchen verschmelzen können, wird auch von LÖHNIS angegeben. Die Ausführungen von ENDERLEIN sind jedenfalls beachtlich und sollten zu eingehenden Nachprüfungen anregen.

Ganz wesentlich neue Gesichtspunkte über die Sexualität der Bakterien ergeben sich aus den neuesten Arbeiten von LÖHNIS (1921). Zunächst könnte man ja schon in der Symplasmabildung ganz allgemein eine Sexualität erblicken. Wenn eine Anzahl von Bakterienzellen sich zu einer formlosen Masse auflöst, und wenn aus dieser homogenen Masse sich später wieder Bakterienzellen regenerieren können, so könnte das sehr wohl als Sexualität angesehen werden.

Von besonderer Bedeutung sind die Angaben von LÖHNIS über die „Conjunction" der Bakterien. Er weist zunächst auf eine Arbeit von FÖRSTER (1892) hin, der bei frisch gesammeltem Material von *Chromatium*

Okenii zuweilen eine „primitive Copulation“ bemerkte, indem einzelne Zellen cylindrische Verbindungsbrücken bildeten, die zwei, drei oder mehrere Zellen verbinden können. Eine Reihe ähnlicher, bisher wenig beachteter Literaturangaben ist von LÖHNIS zusammengestellt (siehe Fig. 29). Auch nach seinen eigenen Untersuchungen über Azotobakter finden sich häufig zwei oder mehrere Zellen durch Verbindungsbrücken vereinigt, und zwar meist in 2—3 Tage alten Kulturen. Er bezeichnet den Prozeß zum Unterschied von den etwas abweichenden Erscheinungen der Conjugation und Copulation als „Conjunction“. Die Befunde von FÖRSTER wurden in letzter Zeit unabhängig von LÖHNIS beschrieben



Fig. 29. Conjunktion von Bakterien nach Zeichnungen und Photographien verschiedener Autoren. Vergr. 1200.



Fig. 30. Verbindungsstadien von *Chromatium Okenii* und Spirillen. (Nach POTTHOFF.)

und erweitert von POTTHOFF (1921). Dieser fand sowohl bei *Chromatium Okenii* als auch bei verschiedenen Spirillen ebenfalls Verbindungsbrücken und veröffentlichte eine Reihe von Abbildungen der von ihm beobachteten Fälle (s. Fig. 30). Weitere Untersuchungen werden von ihm in Aussicht gestellt.

Die bisher über die Conjunction vorliegenden Untersuchungen lassen noch keine sichere Entscheidung der wichtigen Frage zu, ob es sich bei diesem Vorgange wirklich um Verschmelzung zweier Zellen, also um einen Sexualprozeß handelt. Die Wahrscheinlichkeit, daß bei Bakterien tatsächlich eine derartige Sexualität besteht, ist aber sehr groß, und es ist eine wichtige Aufgabe der Bakteriologie, diese für die gesamte Entwicklung dieser Wissenschaft äußerst bedeutungsvollen Erscheinungen an möglichst vielen Objekten genau zu untersuchen.

Die Eisenbakterien

Eine biologisch interessante Gruppe von Organismen stellen die sogenannten Eisenbakterien dar. Es handelt sich um Bakterien, die morphologisch recht verschieden sind, die wegen ihrer biologischen Eigenschaften aber als zusammengehörige Gruppe behandelt werden sollen.

Alle Eisenbakterien besitzen um den eigentlichen Zellkörper eine Gallert- oder Schleimhülle. Wegen der Fähigkeit, Eisen- bezw. Manganverbindungen in dieser Hülle zu speichern, sind diese im Wasser oft massenhaft auftretenden Organismen von großer praktischer Bedeutung und wurden schon wiederholt genauer untersucht. Von neueren Arbeiten seien die von MOLISCH (1910) und LIESKE (1918) erwähnt, in denen die ältere Literatur vollständig angeführt ist.

Das bei weitem verbreitetste und wichtigste Eisenbakterium ist *Leptothrix ochracea* KÜTZING. Überall in der Natur sind in eisenhaltigen Wässern die gelbgefärbten Gallertscheiden dieses Organismus in großen Massen zu finden. *Leptothrix ochracea* ist ein Stäbchenbakterium, die einzelnen Stäbchen reihen sich kettenförmig aneinander und sind von einer gemeinsamen Gallertscheide umgeben. Die einzelnen Stäbchen sind ungefähr 0,6—0,8 μ breit und 2—5 μ lang. Ganz junge Stäbchenketten lassen eine Scheide noch nicht erkennen, in eisenfreien Nährlösungen wird dieselbe nur äußerst dünn ausgebildet, in eisenhaltigen Nährlösungen und an allen natürlichen Standorten, an denen eine Massenvegetation von *Leptothrix* vorkommt, sind die Scheiden deutlich ausgebildet und durch Einlagerung von Eisen oder Mangan gelb bezw. braun gefärbt. Die Scheide kann durch Einlagerung der Metallsalze mehr als das Zehnfache ihrer ursprünglichen Dicke erreichen, sie kann den Durchmesser der Bakterienzellen um ein Vielfaches übertreffen. In der Natur wird die Hauptmasse der *Leptothrix*-Ablagerungen meist aus leeren Scheiden gebildet, aus dem inneren Hohlcylinder sind die Bakterienstäbchen ausgeschwärmt (s. Fig. 31).



Fig. 31. Verschiedene Entwicklungsstadien von *Leptothrix ochracea*. Vergr. 1200.

Ähnlich wie *Leptothrix ochracea* ist die vielgenannte *Crenothrix polyspora* gebaut, ein Organismus, der sich im Gegensatz zu *Leptothrix* nur selten in freien Gewässern findet, sich aber namentlich in eisenhaltigen Wasserleitungen üppig entwickelt. Die Einzelzellen sind wesentlich größer als bei *Leptothrix*, in bezug auf die Speicherung von Metallverbindungen verhalten sich beide Organismen annähernd gleich. Ebenfalls in Wasserleitungen häufig gefunden wird *Clonothrix fusca*, ein Organismus, der sich von *Crenothrix* im wesentlichen durch seine falsche Verzweigung unterscheidet (s. Fig. 32). Die einzelnen *Clonothrix*-Zellen können wie bei *Leptothrix* und *Crenothrix* einzeln aus der Gallertscheide austreten und frei im Wasser umherschwimmen. Es ist für *Clonothrix* charakteristisch, daß diese Schwärmzellen sich häufig an die Scheiden älterer Fäden festsetzen und hier zu neuen Fäden auswachsen. Auf diese Weise entstehen vielfach verzweigte Fadenbüschel, die große, mit bloßem Auge sichtbare Flocken bilden können.

Der bekannte Wasserorganismus *Cladothrix dichotoma* steht *Clonothrix* morphologisch sehr nahe, bei genauem Studium der Literatur ergibt sich, daß beide häufig verwechselt wurden. *Cladothrix* speichert aber niemals merkliche Mengen von Eisen oder Mangan und unterscheidet sich dadurch scharf von *Clonothrix*. *Cladothrix dichotoma* kann nicht zu den Eisenbakterien gerechnet werden.

Einen von dem bisher beschriebenen Typus abweichenden Bau zeigen *Gallionella ferruginea* und *Spirophyllum ferrugineum* (s. Fig. 33).

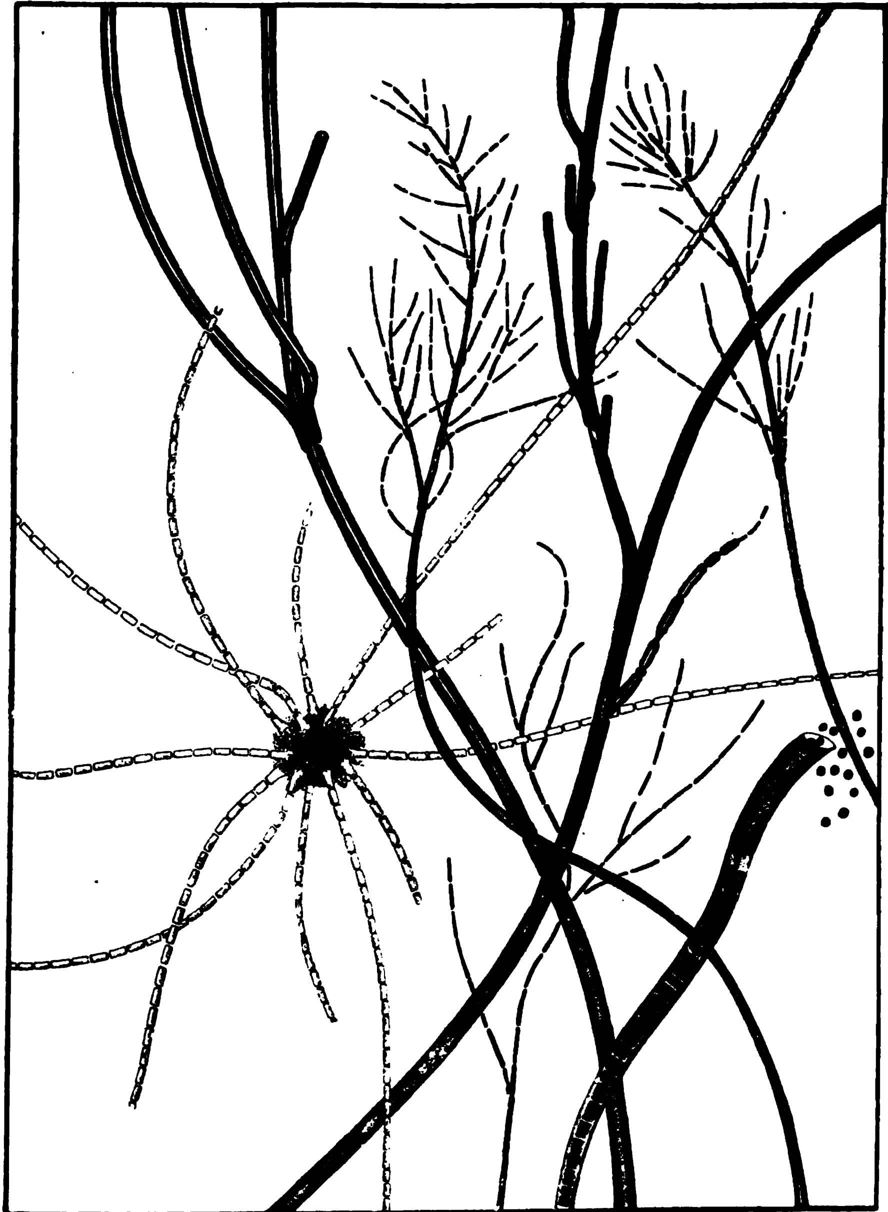


Fig. 32. Verschiedene Entwicklungsstadien von *Clonothrix fusca*. Gezeichnet nach frischem Material aus der Dresdner Wasserleitung. Vergr. 1000.

Gallionella stellt lange, cylindrische Fäden dar, die zopfartig umeinandergewunden sind, *Spirophyllum* ist ein breiter, bandförmiger Organismus, der um die eigene Längsachse gedreht ist. Ein *Spirophyllum*-Faden hat

eine gewisse Ähnlichkeit mit einem gedrehten Baumwollhaar. Von ELLIS (1910) als *Nodofolium ferrugineum* beschriebene Eisenbakterien sind wohl nur eine Wachstumsform von *Spirophyllum*. Die vorerwähnten, morphologisch noch sehr unvollkommen untersuchten Organismen lassen eine Differenzierung in normale Bakterienzellen und eine umhüllende Gallertscheide nicht erkennen.

Von MOLISCH (1910) neu entdeckt wurde ein als *Siderocapsa* bezeichneter, kokkenförmiger, von einer Schleimhülle eingeschlossener Organismus, und *Chlamydothrix sideropous*, eine Form, die wie *Leptothrix ochracea* aus aneinandergereihten Stäbchenbakterien besteht. Die

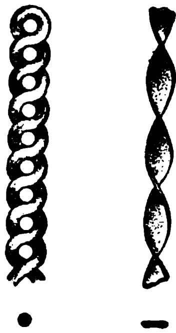


Fig. 33. Links Fadenstück von *Gallionella ferruginea*, rechts von *Spirophyllum ferrugineum*. Vergr. 1000.

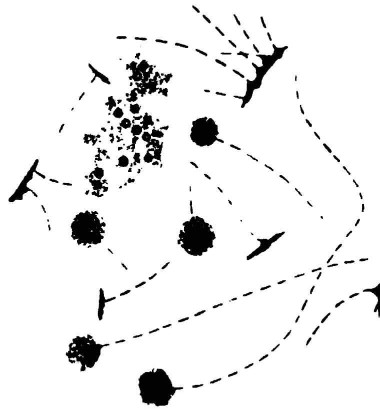


Fig. 34. *Chlamydothrix sideropous*, Haftscheiben und Stäbchenketten. Vergr. 400. (Nach MOLISCH.)

Stäbchen sind aber nicht von einer eisenspeichernden Gallerthülle eingeschlossen, sondern sie sind am Grunde an einer Gallertscheibe befestigt, die das Eisen ablagert (s. Fig. 34). *Siderocapsa* findet man an Wasserpflanzen sehr häufig, *Chlamydothrix sideropous* soll nach MOLISCH ebenfalls an Wasserpflanzen nicht selten vorkommen, ich fand diese Form nur einmal in großen Mengen in einem Wassergraben einer Moorwiese im Schwarzwald. Die gallertartige Haftscheibe dieses merkwürdigen Eisenbakteriums könnte nach LÖHNIS als Symplasma aufgefaßt werden. Nach den neuesten Gesichtspunkten der Bakteriologie wäre es durchaus nicht ausgeschlossen, daß *Leptothrix ochracea, Chlamydothrix sideropous, Siderocapsa, Gallionella, Spirophyllum* und *Nodofolium* lediglich Entwicklungsformen ein und desselben Organismus darstellen. Exakte Untersuchungen dürften auf diesem Gebiete interessante Resultate ergeben.

Die morphologisch recht verschiedenen Eisenbakterien haben gemeinsam, daß sie eine gallertige oder schleimige Substanz bilden, in der Eisensalze festgehalten und in Form von Oxydhydrat ausgeschieden werden. Das Volumen der Gallertsubstanz vergrößert sich durch die Einlagerung der Metallsalze sehr bedeutend. Fast alle Eisenbakterien können an Stelle von oder neben Eisensalzen auch Manganverbindungen speichern, zuweilen wird durch Manganspeicherung die Hülle wesentlich

dicker als bei Eisenspeicherung. Das Eisen wird wohl meist in Form von kohlensaurem Oxydul aufgenommen und wird in der Gallertscheide zu Oxydhydrat umgewandelt. Bei Mangan verläuft der Prozeß ähnlich, nur finden sich in den Scheiden die Oxydhydrate verschiedener Oxydationsstufen. Außerdem ist biologisch sehr wichtig, daß Eisenoxydulsalze durch den Luftsauerstoff sehr leicht oxydiert und ausgefällt werden, während das bei Manganoxydulverbindungen nicht der Fall ist. Die Oxydation der Manganoxydulverbindungen kann nur durch aktive Beteiligung des Organismus erklärt werden.

Über die biologische Bedeutung der Eisen- und Manganspeicherung sind verschiedene Ansichten verbreitet. MOLISCH gelang es zuerst, *Leptothrix ochracea* in Reinkultur zu erhalten. Er konnte zeigen, daß *Leptothrix* in technisch eisenfreien Nährlösungen gut wachsen kann ohne Eisen zu speichern, und schließt daraus, daß die Eisenspeicherung für die Eisenbakterien keine wesentliche biologische Bedeutung hat. In der Natur finden wir aber niemals eine Massenvegetation von Eisenbakterien, ohne starke Eisen- oder Manganspeicherung. Nach LIESKE (1919) ist dagegen die Speicherung der Metallsalze für diese Organismen von wesentlicher ernährungsphysiologischer Bedeutung.

Die leeren Scheiden der Eisenbakterien spielen im praktischen Leben eine wesentliche Rolle. Von *Leptothrix ochracea* und *Gallionella* wird Eisen in solchen Massen abgelagert, daß dasselbe als Raseneisenerz ein wertvolles technisches Material liefert. Das im Wasser oft nur in sehr geringen Mengen gelöste Mangan wird namentlich in den Scheiden von *Clonothrix fusca* ausgefällt, es entsteht in manganhaltigem Wasser häufig eine Massenvegetation von *Clonothrix*, welche die praktische Verwertbarkeit desselben stark beeinträchtigt. Nach Untersuchungen von BEYTHIEN, HEMPEL und KRAFT (1904) wurden in den Scheiden von *Crenothrix polyspora* 33,9 % Manganoxyd (Mn_2O_3) neben 14,4 % Eisenoxyd (Fe_2O_3) festgestellt. In den Scheiden der in der Dresdner Wasserleitung sehr häufigen *Clonothrix fusca* wurden 30,49—66,59 % Mangan (Mn_3O_4) festgestellt, während der Eisengehalt nur 5,85—8,94 % betrug. Das Verhältnis von Mangan zu Eisen sowie die absolute Menge der eingelagerten Metallverbindungen schwankt je nach der Zusammensetzung des Wassers in weitesten Grenzen. Das Eisen findet sich immer in Form von Oxydhydrat, während das Mangan in Form von Hydroxyden verschiedener Oxydationsstufen auftritt.

Durch Behandlung mit verdünnten Säuren kann man die Metallverbindungen aus den Bakterienscheiden herauslösen, es bleibt die ursprüngliche Gallertsubstanz mehr oder weniger deutlich zurück. Schon in ganz jungen Scheiden läßt sich das Eisen leicht durch die Berlinerblau-Reaktion nachweisen. Auch die lebenden Zellen enthalten nach GICKLHORN (1920) größere Mengen von Eisen.

Die Schwefelbakterien

Von biologischem Interesse und großer praktischer Bedeutung für den Kreislauf des Schwefels in der Natur ist das Vorkommen von elementarem Schwefel in der Bakterienzelle. Eine große Anzahl morphologisch recht verschiedenartiger Bakterien sind fähig, Schwefelwasserstoff zu oxydieren und den dabei gebildeten Schwefel im Inneren der Zelle

abzulagern. Der Schwefel kann dann weiter oxydiert und in Form von Schwefelsäure wieder ausgeschieden werden. Zuerst hat wohl WINOGRADSKY (1887) auf diese Vorgänge aufmerksam gemacht. Ein dem heutigen Stande der Wissenschaft entsprechender Beweis, daß diese chemischen Vorgänge den Schwefelbakterien als Energiequelle für die chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure dienen können, wurde im Jahre 1912 von KEIL in Halle geliefert.

Die große Masse der Schwefelbakterien läßt sich am besten in drei biologische Gruppen einteilen, die farblosen, fadenförmigen Formen, die nichtfädigen, ungefärbten Formen und die roten Schwefelbakterien (Purpurbakterien). Als fadenbildende Schwefelbakterien sind weit verbreitet und allgemein bekannt die Gattungen *Beggiatoa* und *Thiothrix*. *Beggiatoa* bildet lange (bis 1 cm und mehr), aus einzelnen Zellen zusammengesetzte, cylindrische Fäden. Die häufigste Form, *B. alba* z. B. wird ungefähr 2,8—3 μ dick, die Länge der einzelnen Zellen schwankt zwischen 3—6 μ (s. Fig. 35). Eine außergewöhnliche Größe erreicht die zuerst im Schlamme der Kieler Bucht entdeckte *B. mirabilis*. Die einzelnen Zellen können bis 45 μ dick werden, ihre Länge beträgt ungefähr 20 μ. *Beggiatoa mirabilis* gleicht auffallend einer dicken *Oscillaria*, welcher nur der Farbstoff fehlt (s. Fig. 36).



Fig. 35. *Beggiatoa*-Fäden aus Sumpfwasser. Die Zellen enthalten zahlreiche stark lichtbrechende Schwefelkörner. Vergr. 1500.

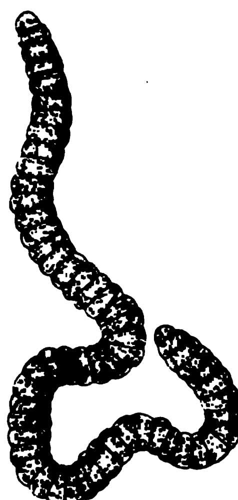


Fig. 36. *Beggiatoa mirabilis*. In den Zellen zahlreiche Schwefeltropfen. Vergr. 130. (Nach ENGLER.)

Im Inneren der Zellen von *Beggiatoa* lassen sich deutlich mehr oder weniger große Vakuolen, sowie oft sehr zahlreiche verschieden große, stark lichtbrechende Schwefelkörner nachweisen. Wesentlich für die Gattung ist, daß die Zellfäden lebhaft beweglich sind. Sie können seitliche Krümmungen ausführen und sind in der Lage, auf der Unterlage verhältnismäßig rasch vorwärts zu kriechen. Sie sind sicher nahe verwandt mit gewissen Blaualgen, von denen sie sich wesentlich nur durch das Fehlen des blaugrünen Farbstoffes unterscheiden.

Die Gattung *Thiothrix* unterscheidet sich von *Beggiatoa* hauptsächlich dadurch, daß die Fäden unbeweglich sind, sie sitzen mit einem Ende vermittels einer Haftscheibe dem Substrat auf. Die Querwände der einzelnen Zellen sind an frischem Material meist nicht zu erkennen, sie lassen sich aber durch Fixieren und Färben leicht sichtbar machen. Von den nichtfädigen Schwefelbakterien ist vor allem die von HINZE (1903) näher beschriebene Art *Thiophysa volutans* zu erwähnen, ein Organismus, der in Schwefelwasserstoff-haltigem Meerwasser gefunden wurde. Die Zellen haben kugelige Gestalt, sie besitzen einen Durchmesser von ungefähr 7—18 μ. Vor der Teilung schnüren sich die einzelnen Kugeln in der Mitte ein (s. Fig. 37).

Ein interessantes, bisher weniger bekanntes Schwefelbakterium ist die 1909 von WEST und GRIFFITHS beschriebene *Hillhousia mirabilis*. Der Organismus bildet einzeln lebende Zellen, die bis ungefähr 60 μ



Fig. 37. *Thiophysa volutans*. Kugelige Zelle und Teilungsstadien mit großen Schwefeltropfen. Vergr. 1000. (Nach HINZE.)

lang und 26 μ breit werden. Die Vermehrung geschieht wie bei *Thiophysa* durch Teilung, der eine Einschnürung in der Mitte der Zelle vorangeht. Die Zellen sind peritrich begeißelt, die Zahl der Geißeln ist sehr groß (s. Fig. 38).

Im Inneren von *Hillhousia* befindet sich ein Netzwerk von Protoplasma, in dessen weiten Maschen große Schwefelkörner eingebettet sind. Nach WEST und GRIFFITHS enthalten die Körner den Schwefel nicht in elementarer Form, sondern in lockerer Bindung mit Eiweißstoffen. Im Plasma finden sich ferner zahlreiche kleine Körnchen, die größtenteils aus Nucleo-Proteiden bestehen. Die Zellwand ist sehr widerstandsfähig gegen Reagentien, durch Behandlung mit fünfprozentiger Karbolsäure kann man nachweisen, daß sie aus verschiedenen Lamellen besteht. Die Vermehrung der Zellen geschieht verhältnismäßig langsam, eine Teilung dauert ungefähr 24 Stunden. *Hillhousia mirabilis* wurde von den Autoren an verschiedenen Stellen von England und Irland in Teichen und schlammigen Gewässern gefunden. Nach BERSA (1920) ist *Hillhousia* identisch mit *Achromatium* SCHEWIAKOFF und *Modderula* FRENZEL. Geißeln sind nach seinen Beobachtungen nicht vorhanden.

Eine ernährungsphysiologisch besonders interessante Gruppe von Bakterien stellen die roten Schwefelbakterien dar. Sie werden meist als Purpurbakterien bezeichnet, wobei aber zu beachten ist, daß es eine andere Gruppe von Bakterien gibt, die ebenfalls im Lichte einen roten Farbstoff bilden, die aber niemals Schwefel in ihren Zellen ablagern. In bezug auf die Schwefelspeicherung verhalten sich die roten Schwefelbakterien ähnlich wie die farblosen. Es sind kugelige, stäbchenförmige oder spiralige Organismen, die in schwefelwasserstoffhaltigem Wasser,

aber nur im Lichte, vorkommen. Der bekannteste Vertreter dieser Gruppe ist *Spirillum volutans*, ein lebhaft bewegliches, großes *Spirillum*, das leicht in faulendem Sumpfwasser aufzufinden ist.

Die im Plasma aller Schwefelbakterien eingelagerten Schwefeltröpfchen sind als Stoffwechselprodukte aufzufassen. Kultiviert man Schwefelbakterien in schwefelwasserstofffreiem Wasser, so verschwinden die Körnchen nach kurzer Zeit, sie bilden sich wieder nach Zusatz von Schwefelwasserstoff. Die Zahl und Größe der einzelnen Körnchen ist sehr verschieden und vollkommen abhängig von den äußeren Lebensbedingungen. Genauer untersucht wurde die Natur der Körnchen zuerst von WINOGRADSKY (1887). Er wies zunächst nach, daß sich der Schwefel nicht in fester sondern in zähflüssiger Form in den Bakterienzellen vorfindet. Durch vorsichtiges Erwärmen der Bakterien auf 70 Grad können die einzelnen Schwefeltröpfchen zu größeren Massen zusammenfließen. Läßt man die Bakterien am Deckglas antrocknen, so lösen sich die Schwefeltropfen in absolutem Alkohol, in Kalilauge und in schwefligsaurem Natrium. Schwefelkohlenstoff löst die Tropfen leicht auf. Nach BÜTSCHLI (1896) soll der Schwefel auch in kochendem Wasser und in Glycerin löslich sein, doch bedürfen diese Angaben einer Nachprüfung.

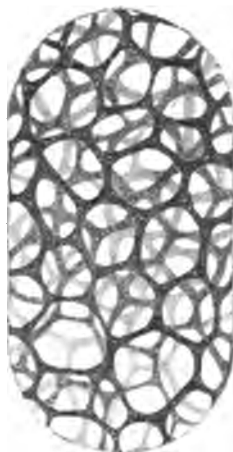


Fig. 38. *Hillhousia mirabilis*. Fixiert mit Formalin, das protoplasmatische Netzwerk mit den eingelagerten Schwefeltropfen erkennen lassend. Vergr. 1000. (Nach WEST und GRIFFITHS.)

Mit Osmiumsäure färben sich die Schwefeltröpfchen braun. Tötet man die Zellen durch Erhitzen oder durch Behandlung mit Pikrinsäure, so kristallisiert der Schwefel, oft außerhalb der Zellen, in Form dünner Täfelchen (monokline Prismen) oder dunkel gefärbter rhombischer Oktaeder aus.

Eine andere Gruppe von Schwefelbakterien speichert den Schwefel nicht im Inneren der Zellen, sondern scheidet denselben in die umgebende Nährlösung in Form von elementarem Schwefel ab. Diese gewöhnlich als Thiosulfatbakterien bezeichneten Organismen sind außerordentlich verbreitet. Sie finden sich in allen Gewässern, auch im Meere wurden sie nachgewiesen. Ferner waren sie in fast allen untersuchten Erdproben zahlreich vertreten. Es sind kleine, stäbchenförmige, bewegliche Bakterien, die für den Kreislauf des Schwefels in der Natur eine wesentliche Rolle spielen. Untersuchungen über diese Organismengruppe wurden zuletzt ausgeführt von TRAUTWEIN (1921), in seinem Berichte ist die gesamte ältere Literatur angeführt. In neuester Zeit beschrieb GICKLHORN (1921) das Vorkommen von kohlensaurem Kalk in gewissen roten Schwefelbakterien, BERSA (1920) ein solches bei *Achromatium* und verwandten Organismen.

Die Purpurbakterien

In Teichen, Sümpfen und auch im Meerwasser finden sich häufig auf dem schwefelwasserstoffhaltigen Grunde ausgedehnte pfirsich- oder purpurrote Ansammlungen von Mikroorganismen, die wir wegen ihrer auffälligen Farbe als Purpurbakterien bezeichnen. Solche Massen-

vegetationen von Purpurbakterien finden sich immer verhältnismäßig nahe an der Wasseroberfläche und nur an Stellen, die dem Lichte ausgesetzt sind. Es handelt sich bei dieser biologischen Organismengruppe um morphologisch recht verschiedene Bakterien, die den Besitz eines bestimmten Farbstoffes gemeinsam haben. Keineswegs alle rot gefärbten Bakterien können als Purpurbakterien bezeichnet werden, sondern nur solche, deren Farbstoff ganz bestimmte chemische und physikalische Eigenschaften aufweist.

Es sind zunächst zwei große Gruppen von Purpurbakterien zu unterscheiden, die schwefelfreien *(Athiorhodobacteriaceae)* und die schwefelspeichernden Formen *(Thiorhodobacteriaceae)*. Über die schwefelfreien Purpurbakterien liegt eine sehr ausführliche Arbeit von MOLISCH (1907) vor, dem es gelang, eine Reihe dieser interessanten Organismen rein zu kultivieren, die gesamte ältere Literatur über Purpurbakterien ist in dieser Arbeit gut zusammengestellt. In neuerer Zeit wurden die Purpurbakterien eingehend von BUDER (1919) untersucht.



Fig. 39. Großes Schwefelspirillum mit zahlreichen Schwefeltropfen. Gefunden in Wasser mit faulenden Pflanzenteilen. Vergr. 1000.

Die Purpurbakterien treten auf in Form von Kokken, Stäbchen und Spirillen. Das bekannteste schwefelfreie Purpurbakterium ist wohl *Spirillum rubrum*, ein Organismus, der ursprünglich aus dem Blute einer Maus isoliert wurde, und der jetzt in fast allen größeren Laboratorien in Reinkultur gehalten wird. Es handelt sich um ein typisches *Spirillum*, das sich in allen seinen Eigenschaften von den gewöhnlichen Spirillen nicht wesentlich unterscheidet, es bildet auch im Gegensatz zu anderen schwefelfreien Purpurbakterien seinen roten Farbstoff im Dunkeln. Von größerem Interesse sind die schwefelspeichernden Purpurbakterien. Aus dieser Gruppe wurde bisher am genauesten untersucht *Thiospirillum jenense*, ein sehr großes *Spirillum*, über das BUDER im Jahre 1915 eine ausführliche Arbeit veröffentlichte. *Thiospirillum jenense* findet sich nicht selten in Teichen und Gräben mit schwefelwasserstoffhaltigem Wasser. Es kann bis 100 μ lang und 3,5 μ breit werden, gewöhnlich sind die Zellen 40—50 μ lang und 3 μ dick. Die Zahl und die Höhe der Schraubenwindungen variiert ziemlich stark, an einem Ende der Zelle befindet sich ein Geißelbüschel (s. Fig. 39).

Von großem Interesse sind die Beobachtungen BUDERS über die Polarität der Spirillen. Es zeigten sich wesentliche Unterschiede im Verhalten der beiden Polenden. Zunächst befindet sich das Geißelbüschel immer nur an einem Ende. Das den Geißelschopf tragende Ende ist nun weiter dadurch ausgezeichnet, daß es stärker zugespitzt ist als der andere Pol, auch fehlen am Geißelende immer die Schwefeltröpfchen.

BUDER konnte ferner wichtige Unterschiede im physiologischen Verhalten der beiden Pole feststellen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann.

Der rote Farbstoff der Purpurbakterien ist nicht an bestimmte Inhaltskörper der Zelle gebunden. Es scheint das ganze Plasma gleichmäßig gefärbt zu sein. Das chemische und physikalische Verhalten des Farbstoffes wurde wiederholt genauer untersucht, eine genaue Zusammenstellung und Besprechung dieser Untersuchungen findet sich in der Arbeit von A. MEYER (1912) und BUDER (1919). Der rote Farbstoff der Purpurbakterien ist unlöslich in Wasser, löslich dagegen in Alkohol und Äther. Genauere Untersuchungen ergaben, daß die erhaltene rote Lösung, das Bakteriopurpurin, aus zwei Komponenten zusammengesetzt ist. Der weitaus größte Teil besteht aus einem roten Farbstoff, dem Bakterioerythrin, daneben findet sich nach MOLISCH in geringer Menge ein grüner Farbstoff, das Bakteriochlorin.

Das Bakterioerythrin ist ein im Pflanzenreiche bisher anderweitig nicht aufgefundener Farbstoff. Er unterscheidet sich wesentlich von dem roten Farbstoff der Rotalgen (Phycoerythrin), ähnelt aber in vieler Beziehung dem Karotin, einem im Pflanzenreiche weit verbreiteten Farbstoffe. Das Bakterioerythrin gibt in einer Lösung von Äther-Alkohol genau wie das Karotin mit Baryumhydroxyd einen Niederschlag, in den alkoholischen Lösungen beider Farbstoffe entsteht eine Trübung durch Zusatz von Natronlauge, sie unterscheiden sich aber doch deutlich durch ihr spektroskopisches Verhalten. Über die Zusammensetzung des Bakteriochlorins ist bisher wenig bekannt, es unterscheidet sich aber sicher sehr wesentlich vom Chlorophyll.

Die schwefelspeichernden Purpurbakterien entwickeln sich in der Natur nur im Lichte. Auch in Kulturen sehen wir die roten Bakterienansammlungen immer nur an belichteten Stellen auftreten. Vor allem ENGELMANN (1888) lenkte das Interesse auf die Beziehungen der Purpurbakterien zum Lichte. Es wurden durch ihn zahlreiche physiologische Untersuchungen angeregt, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Jedenfalls ist sicher, daß die ursprüngliche Vermutung, die Purpurbakterien könnten mit Hilfe des roten Farbstoffes im Lichte Kohlensäure assimilieren wie die grünen Pflanzen, nicht richtig ist. Die schwefelspeichernden Purpurbakterien scheinen die Lichtenergie tatsächlich zur Kohlensäureassimilation verwenden zu können, wie aus einer Arbeit von SKENE hervorgeht. Der Assimilationsprozeß unterscheidet sich aber wesentlich von dem der grünen Pflanzen, da bei den Purpurbakterien die gleichzeitige Anwesenheit und Verarbeitung von Schwefelverbindungen für die Assimilation nötig ist. Welche Rolle das Licht und welche der Schwefel bei dem Assimilationsprozeß spielt, konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Eine Sauerstoffausscheidung durch rote Schwefelbakterien im Lichte läßt sich in manchen Fällen nachweisen, in anderen wieder nicht. Vielleicht kann man sich den Vorgang so erklären, daß der bei der Kohlensäureassimilation mit Hilfe der Lichtenergie freiwerdende Sauerstoff zur Oxydation des Schwefelwasserstoffes zu Schwefel und Schwefelsäure verwendet wird, eine Annahme, deren genauere Untersuchung interessante Einzelheiten ergeben könnte.

Daß die schwefelfreien Purpurbakterien rein heterotroph leben können, hat zuerst MOLISCH mit Reinkulturen gezeigt. Welche Rolle der rote Farbstoff bei diesen Organismen spielt, läßt sich vorläufig nicht sagen. Es ist jedenfalls auffällig, daß bei vielen dieser Formen eine gute Entwicklung auch nur im Licht beobachtet wird.

Die Mycobakterien

Eine Gruppe von Mikroorganismen, die sich in mancher Hinsicht von den echten Bakterien unterscheiden, denselben aber doch sehr nahe stehen, verdienen wegen ihrer morphologischen Eigenschaften noch besonderer Erwähnung. Es sind Organismen, die zuerst LEHMANN und NEUMANN unter dem Namen „Mycobakterien" zusammengefaßt haben.



Fig. 40. Reinkultur von *Bacterium tuberculosis*. Verzweigte Fäden. Vergr. 1000. (Nach MIGULA.)

In ihren morphologischen Eigenschaften verhalten sich die Mycobakterien im allgemeinen wie echte Bakterien, sie unterscheiden sich von diesen hauptsächlich dadurch, daß sie auf gewissen Nährböden nicht die üblichen, kurzen, stäbchenförmigen Zellen bilden, sondern lange, echt monopodial verzweigte Fäden. Diese Fäden sind bei manchen Formen sehr fest zusammenhängend, bei anderen zerfallen sie mehr oder weniger leicht in Stäbchen.

Der weitaus wichtigste Vertreter dieser Organismengruppe ist der Tuberkelbacillus. Der Krankheitserreger der Tuberkulose wächst meistens in Form langgestreckter, dünner, leicht gekrümmter Stäbchen. Unter gewissen Kulturbedingungen gelingt es aber, ein Wachstum in langen, echt monopodial verzweigten Fäden zu erzielen. Die Enden dieser Fäden können schlauchförmig oder keulig aufgetrieben erscheinen (siehe Fig. 40). In der freien Natur sind seit langem saprophytisch lebende Mycobakterien bekannt, die zuerst im Jahre 1898 von MOELLER näher beschrieben wurden. Später zeigte SÖHNGEN (1913), durch eine sehr bemerkenswerte Kulturmethode, daß die Mycobakterien in der Natur außerordentlich verbreitet sind. Er stellte fest, daß dieselben mit Petroleum oder Benzin als alleiniger Kohlenstoffquelle sehr gut gedeihen können, während andere Organismen unter diesen Bedingungen sich nur sehr schlecht oder gar nicht entwickeln. Mit dieser Methode lassen sich Mycobakterien sehr leicht nachweisen. In letzter Zeit wurde die Morphologie der Mycobakterien von VIERLING (1920) näher untersucht, in dessen Arbeit die ältere Literatur vollständig angeführt ist. Das morphologisch wichtigste Merkmal aller Mycobakterien ist, daß sie unter

bestimmten Kulturbedingungen lange, verzweigte Fäden bilden, und daß sie alle mehr oder weniger säurefest sind.

Den Mycobakterien nahe verwandt ist der Diphtheriebacillus, ferner zwei weniger bekannte Krankheitserreger, der Nekrosebacillus und der Xerosebacillus. Auch diese Organismen wachsen auf den gewöhnlichen Nährböden als Stäbchenbakterien, sie können aber, wenn auch schwieriger als die Mycobakterien, unter gewissen Kulturbedingungen ebenfalls echt verzweigte Fäden bilden. Die letzteren Formen wurden von LEHMANN und NEUMANN als Corynebakterien bezeichnet.

Morphologisch kommt den Corynebakterien und Mycobakterien insofern eine besondere Bedeutung zu, als sie einen lückenlosen Übergang von den echten Bakterien zu den Strahlenpilzen darstellen. Die Corynebakterien stehen den echten Bakterien näher, die Mycobakterien den Strahlenpilzen. Eine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Gruppen läßt sich überhaupt nicht ziehen.

Pleomorphismus und Variabilität

Bei Untersuchungen über den Bau der Bakterien ist es von größter Bedeutung, in jedem einzelnen Falle festzustellen, welche Eigenschaften für den betreffenden Organismus spezifisch und unveränderlich sind, und welche nur vorübergehende, durch äußere Einflüsse veranlaßte Erscheinungen darstellen.

Als die Bakterien entdeckt und als Lebewesen erkannt worden waren, nahm man zunächst längere Zeit an, daß es sich nicht um bestimmte, fest umgrenzte Organismen handelte, sondern daß die verschiedenen Formen der niederen Lebewesen in weiten Grenzen ineinander übergehen könnten. Die Lehre vom Pleomorphismus beherrschte lange Zeit die Bakteriologie. Als es ROBERT KOCH und PASTEUR gelungen war, den Entwicklungsgang verschiedener Bakterien wissenschaftlich einwandfrei zu beobachten, galt die Lehre vom Pleomorphismus als widerlegt. Die Bakteriologie lehrt heute, daß aus einem Kokkus kein Stäbchenbacillus, und aus einem Heubacillus kein Milzbrandbacillus werden kann, wie man im Zeitalter des Pleomorphismus allgemein annahm.

Daß die einzelnen Bakterienformen unter gewissen äußeren Bedingungen von der normalen Gestalt wesentlich abweichende Wachstumsformen annehmen können, ließ sich sehr bald durch zahlreiche Untersuchungen nachweisen. Es können sehr wohl Kokken vorübergehend als Stäbchen wachsen und Stäbchen als Kokken, manche Bakterienzellen können Verzweigungen bilden, es können kugelig und keulig aufgetriebene Formen entstehen, bei allen Bakterien können abweichende Gestalten beobachtet werden, die äußerlich an die normalen Wachstumsformen erinnern. Alle diese Abweichungen, die in der Literatur in unübersehbarer Zahl meist als Involutionsformen oder teratologische Wuchsformen beschrieben sind, sind vererbungstheoretisch als Modifikationen aufzufassen. Es handelt sich um abweichende Formen, die durch irgendwelche bekannte oder unbekannte äußere Einflüsse verursacht werden. Das Wesentliche bei diesen Formabweichungen ist, daß sie gar nicht oder

nur wenige Generationen erblich sind, und daß durch geeignete Änderung der Kulturbedingungen die normale Wachstumsform wiederhergestellt werden kann.

Von größerem Interesse sind plötzlich, ohne erkennbare äußere Einflüsse entstehende, dauernd erbliche Veränderungen morphologischer oder physiologischer Eigenschaften der Bakterien. Daß solche überhaupt vorkommen können, wurde anfangs geleugnet, ist aber jetzt durch zahlreiche exakte Untersuchungen sicher bewiesen. Als leicht verständliches Beispiel sei nur die Farbenänderung der Bakterien erwähnt. Eine Bakterienart mit roten Kolonien kann plötzlich gelbe oder weiße Kolonien bilden, die dauernd konstant bleiben und sich nicht wieder in die alte rote Form überführen lassen. Vererbungstheoretisch müßten solche Veränderungen, die bei fast allen morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Bakterien auftreten können, als Mutationen bezeichnet werden, wobei beachtet werden muß, daß wir unter „Mutation" bisher keinen exakt festgelegten Begriff verstehen. Plötzlich ohne erkennbare äußere Ursachen auf tretende dauernd erbliche Veränderungen können bei Bakterien ebenso wie bei anderen Organismen ganz verschiedener Natur sein. Wir wissen bei Bakterien noch nicht einmal bestimmt, ob die einzelne Bakterienzelle als homozygotisch anzusehen ist, nach den bisher herrschenden Anschauungen war das wahrscheinlich, auf Grund der neuesten Beobachtungen über die Verschmelzung von Bakterienzellen könnten bei Bakterien sehr wohl heterozygotische Zellen entstehen. Viele in der Bakteriologie als Mutationen beschriebene Erscheinungen ließen sich dann leicht als Bastardspaltungen erklären. Solange nicht genauere Untersuchungen über diesen Gegenstand vorliegen, erscheint es wenig zweckmäßig, diese biologisch sehr interessante Frage weiter zu erörtern.

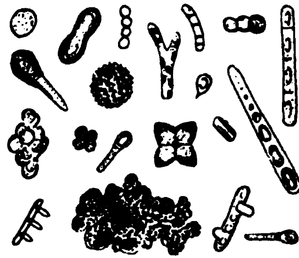


Fig. 41. Verschiedene Wachstumsformen von *Bacillus Azotobacter*. (Nach LÖHNIS.)

In neuester Zeit hat sich gezeigt, daß noch eine weitere und zwar sehr weitgehende Art der Gestaltveränderung bei Bakterien vorkommt, die begründet ist durch den Entwicklungsmodus dieser Organismen. Es wurde z. B. beobachtet, daß Stäbchenbakterien nach einiger Zeit Kolonien von kokkenförmigen Zellen bilden, die sich dauernd als Kokken weiterkultivieren lassen (vergl. WINOGRADSKY 1902, GARBOWSKY 1907, 1908). Von ganz besonderer Bedeutung sind die Untersuchungen von LÖHNIS und SMITH (1916) über den Lebenszyklus von *Azotobakter*. Es wird in dieser Arbeit zum ersten Male der vollständige Lebensgang eines Bakteriums beschrieben, und es zeigt sich dabei eine geradezu erstaunliche Variabilität der äußeren Form. In Fig. 41 sind einige Entwicklungsformen von *Azotobakter* nach den Zeichnungen von LÖHNIS und SMITH wiedergegeben. Es besteht kaum ein Zweifel, daß diese Untersuchungen die gesamte Bakteriologie auf eine ganz neue Grundlage stellen können. Wenn sich die Angaben von LÖHNIS bestätigen, was kaum zu bezweifeln ist, so dürften sich sicher auch bei allen anderen Bakterien von den bisher bekannten Zellformen ganz wesentlich abweichende Entwicklungsformen finden lassen, und wir würden damit zu einem ganz neuen

Begriff des Pleomorphismus kommen. Die Entwicklung der Bakteriologie scheint ähnlich zu verlaufen wie die der Chemie, die anfangs unter falschen Voraussetzungen für möglich gehaltene Umwandlung der Elemente wurde hier später streng geleugnet, um in neuster Zeit auf anderer Grundlage wieder anerkannt zu werden.

In der Bakteriologie gibt es einen Pleomorphismus, wie ihn die älteren Forscher, z. B. NÄGELI auffaßten, bestimmt nicht, wir stehen heute aber vor der Wahrscheinlichkeit, daß die einzelnen Bakterienarten einen Wechsel ihrer Gestalt entfalten können, den wir nach den heute noch herrschenden Anschauungen nicht für möglich hielten. Es ist mit Sicherheit zu erwarten, daß die nächsten Jahre auf diesem Gebiete überraschende Ergebnisse zeitigen werden.

Literatur

AMBROZ. 1909. Entwicklungscyclus des *Bacillus nitri*. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 51, S. 193.
DE BARY. 1884. Vergl. Morphol. u. Biol. der Pilze, Mycetozoen und Bakterien.
BENECKE. 1912. Bau und Leben der Bakterien. Leipzig.
BERGER, K. 1910. Vergleichende färberische Nachprüfung der von ZIEHL-NEELSEN, MUCH und GASIS empfohlenen Färbemethoden f. Tuberkelbazillen. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 53, Heft 2.
BERSA. 1920. Über das Vorkommen von Kalk in einer Gruppe von Schwefelbakterien. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien. Mat.-nat. Kl., Abt. I, 129.
BERTHOLD, G. 1909. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen, 6. Nov.
BEYTHIEN, HEMPEL und KRAFT. 1904. Beiträge zur Kenntnis des Vorkommens von *Crenothrix polyspora* in Brunnenwässern. Zeitschr. f. Unters. v. Nahrungs- und Genußmitteln, S. 215.
BINAGHI. 1898. Über die Deutung der Kapseln der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 4, S. 897.
BONI. 1900. Methode zur Darstellung einer Kapsel bei allen Bakterienarten. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 28, S. 705.
BREFELD 1891. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. Heft 9.
BRUDNY. 1908. Über die Beziehungen der Färbbarkeit der Bakterien nach Gram und ihrer Permeabilität. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 21, S. 62.
BUDER. 1915. *Thiospirillum jenense*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 56, S. 529.
— 1919. Zur Biologie des Bakteriopurpurins und der Purpurbakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 58, S. 525.
BUERGER. 1905. Eine neue Methode zur Kapselfärbung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt, I. Abt., Bd. 29, S. 216.
BÜTSCHLI. 1883/87. Protozoa. Bd. 1.
— 1890. Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig.
— 1895. 1896. Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig.
— 1902. Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakterien. Archiv f. Protistkde., Bd. 1, S. 41.
COHN, F. 1854. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte mikroskopischer Algen und Pilze. Verhandl. d. Kais. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf., I. Abt., Bd. 16, S. 103.
— 1872. Untersuchungen über Bakterien. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Heft 2.
— 1876. Beiträge zur Biologie der Bacillen. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. II, S. 249.
EHRENBERG. 1838. Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.
EHRLICH. 1882. Färbung der Tuberkelbazillen. Deutsche med. Wochenschr.
EISENBERG. 1908/09. Studien zur Ektoplasmatheorie. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 47, S. 415, und Bd. 49, S. 465.
ELLIS. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Coccaceen und Spirillaceen. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 33, S. 1.
— 1902. Nachweis der Geißeln bei allen Coccaceen. Diss. Marburg.
— 1910. A contribution to our knowledge of the thread-bacteria. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 26, S. 325.
ENDERLEIN. 1921. Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Bakterien. Beihefte zum bot. Centralbl., Bd. 38, S. 53.
ENGELMANN. 1888. Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Lichte. Bot. Ztg., Bd. 46, S. 661.
ENGLER. 1882. Über die Pilzvegetation des weißen oder toten Grundes der Kieler Bucht. IV. Bericht der Kommission zur wiss. Unters. der d. Meere, 7—11 Jahrg. 1. Abt., S. 187.

ERRERA. 1906. Sur la limite de petitesse des Organismes. Receuil de l'Inst. bot. publié par. L. Errera, Bd. 6, S. 73.
FISCHER, A. 1894. Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 26, S. 187.
— 1895. Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27, S. 1.
— 1897. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena.
— 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.
— 1897 u. 1903. Vorlesungen über Bakterien. Jena.
FONTES. 1909. Untersuchungen über die chemische Natur der den Tuberkelbazillen eigenen Fett- und Wachsarten usw. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 49, S. 317.
FÖRSTER. 1892. Über eine merkwürdige Erscheinung bei *Chromatium Okenii*. Centralbl. f. Bakt., Bd. 11, S. 257.
FUHRMANN. 1910. Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 25, S. 129.
GARBOWSKY. 1907. Über Abschwächung und Variabilität bei *B. luteus* und *B. tumescens*. Diss. Marburg.
— 1907. Gestaltsänderung und Plasmoptyse. Archiv f. Protistkde. Bd. 9, S. 53.
GICKLHORN. 1920. Studien an Eisenorganismen. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien. Mat.-nat. Klasse, Abt. I, 129.
— 1921. Zur Morphologie und Mikrochemie einer neuen Gruppe der Purpurbakterien. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 39, S. 312.
GOTSCHLICH. Allgemeine Morphologie und Biologie der pathogenen Mikroorganismen. Handb. v. KOLLE u. WASSERMANN, II. Aufl.
GRIMME. 1902. Die wichtigsten Methoden der Bakterienfärbung usw. Diss. Marburg.
GUILLIERMOND. 1907. La cytologie des bactéries. Bull. de l'Inst. Pasteur, Bd. IV, Nr. 7 und 8.
— 1908. Contribution à l'étude cytologique des *Bacilles endosporées*. Archiv f. Protistkde., Bd. 12, S. 9.
HALLIER. 1866. Die pflanzlichen Parasiten des menschlichen Körpers.
— 1867/68. Untersuchung des pflanzlichen Organismus, welcher die unter dem Namen Gattine bekannte Krankheit der Seidenraupen erzeugt. Jahresber. zur Förderung des Seidenbaues f. d. Prov. Brandenburg.
HINZE. 1901. Über den Bau der Zellen von *Beggiatoa mirabilis*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 19, S. 369.
— 1902. Untersuchungen über den Bau von *Beggiatoa mirabilis*. Wiss. Meeresuntersuchungen Kiel, Bd. 6.
— 1903. *Thiophysa volutans*, ein neues Schwefelbakterium. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 21, S. 309.
HUEPPE. 1885. Die Methoden der Bakterienforschung. I. Aufl.
— 1886. Die Formen der Bakterien.
ILKEWICZ. 1894. Über die Kerne der Milzbrandsporen. Centralbl. f. Bakt., Bd. 15, S. 260.
KANTOROWICZ. 1909. Über das Verhalten grampositiver Bakterien usw. Münch. med. Wochenschr., Nr. 13 u. 14.
KEIL. 1912. Beiträge zur Physiologie der farblosen Schwefelbakterien. COHNs Beitr. zur Biol. d. Pflanzen, Bd. 11, S. 335.
KLEBS. 1893. Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55, S. 263.
KLEIN. 1889. Über einen neuen Typus der Sporenbildung bei endosporen Bakterien. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 7, S. 57.
KOCH, A. 1888. Über Morphologie und Entwicklungsgeschichte einiger endosporer Bakterienformen. Bot. Ztg., Nr. 18, S. 277.
KOCH, R. 1876. Die Ätiologie der Milzbrandkrankheit usw. Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. II, S. 277.
KOLLE u. WASSERMANN. Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. II. Auflage, Fischer-Jena.
KURTH. 1883. *Bacterium Zopffi*. Bot. Ztg., Bd. 4, S. 369.
LEEUWENHOEK. 1683. Arcana naturae detecta.
LEHMANN u. NEUMANN. 1920. Bakteriologische Diagnostik. München.
LIESKE. 1912. Untersuchungen über die Physiologie denitrifizierender Schwefelbakterien. Sitz.-Ber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., Bd. 6, Abhandl.
— 1919. Zur Ernährungsphysiologie der Eisenbakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 49, S. 413.
— 1921. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze. Berlin.

LÖFFLER. 1890. Untersuchungen über den Rauschbrandbazillus. Centralbl. f. Bakt., Bd. 7, S. 625.
LÖHNIS. 1921. Studies upon the life cycles of the bacteria. National Acad. of sci., Washington.
— u. SMITH. 1916. Life cycels of the bacteria. Journ. Agric. Res., Bd. 6, S. 675.
MATZUSCHITA. 1902. Beobachtungen über einen merkwürdigen Teilungsprozeß bei einem proteusartigen Luftbazillus. Zeitsch. f. Hygiene, Bd. 35, S. 495.
MEIROWSKY. 1914. Studien über die Fortpflanzung von Bakterien, Spirillen und Spirochäten. Berlin.
MENCL. 1910. Über den Kern und seine Teilung bei Sarcinen und *Micrococcus ochraceus*. Archiv f. Protistkde., Bd. 19, S. 127.
METSCHNIKOFF. 1888. *Pasteuria ramosa*. Ann. de l'Inst. Pasteur, Bd. II, S. 165.
MEYER, A. 1897. Neues über die Morphologie der Bakterienzelle usw. Sitz.-Ber., der Ges. zur Beförderung der ges. Naturw., Nr. 5, S. 49.
— 1899. Über Geißeln, Reservestoffe, Kerne und Sporenbildung der Bakterien. Flora, Bd. 86, S. 429.
— 1903. Kurze Notiz zu den Bemerkungen FRITZ SCHAUDINNS. Bot. Ztg., Heft 19, S. 99.
— 1904. Orientierende Untersuchungen über die Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg., S. 113.
— 1912. Die Zelle der Bakterien. Jena.
MIGULA. 1898. Weitere Untersuchungen über *Astasia asterospora*. Flora, S. 141.
— 1897 u. 1900. System der Bakterien. Jena.
MOELLER. 1898. Mikroorganismen, die dem Tuberkelbazillus verwandt sind. D. med. Wochenschr., Bd. 24, S. 376.
— 1899. Ein neuer säurefester Bazillus aus der Tuberkelbazillengruppe. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 25, S. 369.
MOLISCH. 1907. Die Purpurbakterien. Jena.
— 1910. Die Eisenbakterien. Jena.
MÜLLER, F. 1786. *Animalcula infusoria, fluviatilia et terrestria*. Hauniae.
NÄGELI. 1857. Über eine Krankheit der Seidenraupen. Amtl. Ber. über die 33. Versamml. d. Naturf. u. Ärzte zu Bonn.
NAKANISCHI. 1901. Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Bd. 30.
NEIDE. 1904. Die Alkoholentfärbung der nach Gram gefärbten Bakterien als Speciesdiagnose. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 35, Nr. 4.
PASTEUR. 1870. Études sur la maladie des vers à soie. I.
PETRY. 1852. Zur Kenntnis kleinster Lebensformen.
POTTHOFF. 1921. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Chromatium* und *Spirillum*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 55, S. 9.
PREISZ. 1904. Studien über die Morphologie und Biologie des Milzbrandbazillus. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 35, S. 657.
PRINGSHEIM. 1910. Die Variabilität niederer Organismen. Berlin.
REICHERT. 1909. Sichtbarmachung der Geißeln und der Geißelbewegung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 51, S. 14.
RUZICKA. 1903. Über die biologische Bedeutung der färbbaren Körnchen des Bakterieninhaltes. Archiv f. Hygiene, Bd. 46, S. 337.
— 1904. Weitere Untersuchungen über den Bau und die allgemeine biologische Natur der Bakterien. Archiv f. Hygiene, Bd. 51.
— 1907. Die Frage der kernlosen Organismen und der Notwendigkeit des Kernes zum Bestehen des Zellenlebens. Biol. Centralbl., Bd. 27, S. 491.
SCHAUDINN. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. *Bac. bütschlii*. Archiv f. Protistkd., Bd. I, S. 306.
— 1903. II. *Bac. sporonema*. Archiv f. Protistkd., Bd. II, S. 416.
SCHOTTELIUS. 1888. Beobachtung kernhaltiger Körper im Innern der Spaltpilze. Centralbl. f. Bakt., Bd. 4, S. 705.
SCHUSSNIG. 1920. Beitrag zur Zytologie der Schizomyceten. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 85, S. 1.
SHIBATA. 1912. Untersuchungen über die lockere Bindung von Sauerstoff in gewissen farbstoffbildenden Bakterien und Pilzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, S. 179.
SKENE. Zur Ernährungsphysiologie der roten Schwefelbakterien. The new Phytolog., Bd. 13, N. 1, E. 2.
SÖHNGEN. 1913. Benzin, Petroleum, Paraffinöl und Paraffin als Kohlenstoff- und Energiequelle für Mikroben. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 37, S. 595.

SWELLENGREBEL. 1906. Zur Kenntnis der Zytologie von *Bacillus maximus buccalis*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 16, S. 617.
— 1907. Zur Kenntnis der Zytologie der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 19, S. 193.
VAN TIEGHEM. 1879. Développement du *spirillum amyliferum*. Bull. de la Soc. bot. de France, Bd. 26, S. 65.
TOENNIESSEN. 1920. Untersuchung über die Kapsel der pathogenen Bakterien. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 85, S. 225.
TRAUTWEIN. 1921. Beitrag zur Physiologie und Morphologie der Thionsäurebakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 53, S. 513.
TRÉCUL. 1865. Production de plantules amylifères dans les cellules végétales pendant la putréfaction. Comptes rendus, Bd. 61, S. 432.
VEJDOWSKY. 1900. Bemerkungen über den Bau und die Entwicklung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 6, S. 577.
— 1904. Über den Kern der Bakterien und seine Teilung. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 11, S. 481.
VIERLING. 1920. Morphologische und physiologische Untersuchungen über bodenbewohnende Mycobakterien. Diss. Heidelberg.
WAGER. 1891. On a nuclear structure in the bacteria. Ann. of Bot., Bd. 5, S. 513.
WAGNER. 1898. Coli und Typhusbakterien sind einkernige Zellen. Centralbl. f. Bakt., Bd. 23, S. 433.
WARLICH. 1892. Bakteriologische Studien. Ref. im bot. Centralbl., Bd. 14, S. 122.
WEST and GRIFFITHS. 1909. *Hillhousia mirabilis*, a Giant Sulphur Bacterium. Proc. of the R. soc. London, Ser. B, Bd. 81, S. 398.
WINOGRADSKY. 1887. Über Schwefelbakterien. Bot. Ztg., Bd. 31, S. 489.
— 1888. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. Leipzig.
— 1902. *Clostridium pasteurianum*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 9, S. 43.
YAMAMOTO. 1910. Über die Geißeln der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 103, S. 38.
ZETTNOW. 1891. Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Bd. 10, S, 689.
— 1897. Über den Bau der großen Spirillen. Zeitschr. f. Hyg., Bd. 24, S. 72.
— 1899. Romanowskys Färbung bei Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 30, S. 1.
— 1918. Kleine Beiträge zur Morphologie der Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 85, S. 17.
— 1918. Über Schleimgeißeln. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 86, S. 25.
ZOPF. 1885. Die Bakterien. III. Aufl, Breslau.

Strahlenpilze

(Actinomyceten)

Inhaltsverzeichnis:

	Seite
Einleitung	69
Die systematische Stellung der Strahlenpilze	70
Größe und äußere Gestalt der Strahlenpilzfäden	72
Die Zellmembran	75
Das Cytoplasma	75
Zellkerne	76
Sporen	77
Abweichende Wachstumsformen	81
Reservestoffe, Farbstoffe und Riechstoffe	83
Variabilität	84
Literatur	86

Einleitung

Obwohl die Strahlenpilze in der Natur außerordentlich verbreitet sind, sind sie bisher verhältnismäßig wenig bekannt geworden. Die ersten Beschreibungen von Strahlenpilzen wurden von krankheitserregenden Formen gegeben. Im Jahre 1877 beschrieb HARZ einen fadenförmigen Organismus, den er von BOLLINGER als Krankheitserreger bei einem Rinde erhalten hatte, und bezeichnete ihn als *Actinomyces bovis*. Später wurden vielfach Strahlenpilze in den Tränenröhrchen des menschlichen Auges gefunden, COHN (1874) bezeichnete dieselben zuerst als *Streptothrix Foersteri*. Die in der Natur häufig vorkommenden, rein saprophytisch lebenden Strahlenpilze wurden erst später entdeckt und von verschiedenen Forschern gleichzeitig beschrieben.

Zweifellos echte Strahlenpilze sind in der Literatur beschrieben unter den Gattungsnamen *Actinomyces, Leptothrix, Cladothrix, Oospora, Discomyces, Nocardia, Oidium* und *Streptothrix*. Aus diesen oft wahllos gebrauchten Bezeichnungen geht hervor, wie wenig bekannt und unsicher umgrenzt die wichtige Gruppe der Strahlenpilze bisher war. Wissenschaftlich einwandfrei erscheint nur die Gattungsbezeichnung *Actinomyces* = Strahlenpilz, die zuerst von HARZ gebraucht wurde. Es ist dabei hervorzuheben, daß der Name von ihm nicht gewählt wurde wegen der auf künstlichen Nährböden strahlenförmig auswachsenden Kolonien, sondern er verglich die keulig angeschwollenen Fadenenden, aus denen die in Krankheitsprodukten auftretenden Drusen zusammengesetzt sind, mit Strahlen. Kulturen des Organismus hat HARZ bei der Aufstellung des Gattungsnamens gar nicht gekannt.

In der Natur finden sich Strahlenpilze in unschätzbaren Mengen, sie sind wie die häufigsten Schimmelpilze oder gewisse bodenbewohnende Bakterien fast überall vorhanden. Zuerst sind sie in weiteren Kreisen bekannt geworden durch ihr regelmäßiges Vorkommen an Gräsern, Blättern, Stengeln, Wurzeln und anderen Pflanzenteilen. In der Erde, im Wasser und in der Luft lassen sie sich fast regelmäßig nachweisen. Auch in der Mundhöhle des Menschen und in den Darmentleerungen des Menschen und der Tiere sind sie sehr häufig aufzufinden. Daß sie bei ihrem massenhaften Vorkommen einen wesentlichen Faktor im Haushalt der Natur spielen, unterliegt keinem Zweifel. Die Strahlenpilze gehören jedenfalls zu den verbreitetsten und wichtigsten Organismengruppen und verdienen weit mehr als bisher bei wissenschaftlichen und praktischen Untersuchungen berücksichtigt zu werden.

Von zusammenfassenden Berichten über Strahlenpilze seien genannt die Arbeiten von BOSTROEM (1891), LACHNER-SANDOVAL (1898), NEUKIRCH (1902), EPPINGER (1896), SCHLEGEL (1913) und DRECHSLER (1919). Eine eingehende Gesamtbearbeitung der Strahlenpilze wurde 1921 veröffentlicht von LIESKE, in dieser Arbeit ist die gesamte Literatur berücksichtigt und zusammengestellt, die hier wiedergegebenen Abbildungen sind sämtlich diesem Buche entnommen.

Die systematische Stellung der Strahlenpilze

Obwohl die Strahlenpilze eine morphologisch gut charakterisierte Organismengruppe darstellen, finden sich über ihre Stellung im System der Organismen die widersprechendsten Angaben. Eine Anzahl von Autoren stellt sie zu den Pilzen, andere rechnen sie zu den Bakterien, und einige geben ihnen eine Zwischenstellung zwischen den Bakterien und Pilzen.



Fig. 42. Junges Mycel eines aeroben Strahlenpilzes. Objektglaskultur, 5 Tage bei Zimmertemperatur. Gramfärbung. Phot. Vergr. 600.

Die Strahlenpilze haben sowohl mit den echten Pilzen als auch mit den Bakterien gewisse Merkmale gemeinsam. Das wesentlichste Merkmal, das an die Hyphomyceten erinnert, sind die langen, echt monopodial verzweigten Fäden (s. Fig. 42). Die Fäden der Strahlenpilze unterscheiden sich aber von den Pilzen sehr wesentlich durch die Dicke. Die Strahlenpilzfäden haben nur Bakteriendicke, während fast alle Pilze um ein Vielfaches dicker sind. Auch das färberische Verhalten der Strahlenpilze unterscheidet sich wesentlich von den Pilzen, eine Differenzierung des Fadeninhaltes ist bei gewöhnlicher Färbung bei ihnen ebensowenig wie bei den Bakterien zu beobachten. Fast alle bisher untersuchten Hyphomyceten lassen sich in konzentrierten Salzlösungen leicht plasmolysieren, während das bei Strahlenpilzen nicht der Fall ist. Die Strahlenpilze ähneln den Pilzen eigentlich nur durch die echte Verzweigung, die aber auch bei zweifellos echten Bakterien vorkommt. Auch ihre Sporenbildung ist von der der Pilze verschieden, sie stellt lediglich einen Zerfall der Fäden in kurze Teilstücke dar, ähnlich wie wir das bei *Oidium lactis* finden.

Mit den Bakterien haben die Strahlenpilze sehr viele Merkmale gemeinsam. Ihr ganzer Zelleib ist dem der Bakterien äußerst ähnlich, die Fäden haben die Dicke der meisten Bakterien. Sowohl die Dicke als auch die Beschaffenheit der Membran und des Zellinhaltes stimmen mit den Bakterien überein, Farbstoffen gegenüber verhalten sich die Strahlenpilze wie grampositive Bakterien. Alle Strahlenpilzstämme

können unter gewissen Außenbedingungen in Form von Stäbchen wachsen, die im mikroskopischen Bilde auch ein geübter Beobachter nicht von Stäbchenbakterien unterscheiden kann. Auch in physiologischer Beziehung gleichen die Strahlenpilze in vieler Hinsicht mehr den Bakterien als den Pilzen. Sie haben jedenfalls viele Merkmale mit den echten Bakterien gemeinsam, während sie den Pilzen nur durch die auch bei echten Bakterien vorkommende monopodiale Verzweigung ähneln.

Um die Stellung der Strahlenpilze im System näher zu erörtern, wäre ferner festzustellen, welche der uns bekannten Lebewesen ihnen am nächsten stehen. Fast alle bekannten Hyphomyceten haben nur eine



Fig. 43. Aerober, langfädiger Strahlenpilzstamm, 14 Tage bei 37 Grad auf 2 % Lithiumchlorid-Agar kultiviert. Die Fäden zerfallen in kurze, bakterienartige Stäbchen. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.



Fig. 44. Diphtheriebazillen, 15 Stunden bei 37 Grad auf Löffler-Serum kultiviert. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

ganz äußerliche Ähnlichkeit mit den Actinomyceten, am nächsten steht ihnen vielleicht *Oidium lactis*, ein Organismus, der durch den Zerfall der Fäden eine gewisse Ähnlichkeit mit Strahlenpilzen aufweist, sonst aber wesentlich anders gebaut ist. Von den Bakterien dagegen stehen einige den Strahlenpilzen außerordentlich nahe. Es sind dies die unter den Namen Mycobakterien und Corynebakterien zusammengefaßten Formen (s. Fig. 43 u. 44). Zu den Mycobakterien gehört vor allem der Tuberkelbacillus, der unter gewissen Kulturbedingungen genau wie Strahlenpilze in Form langer, echt verzweigter Fäden wachsen kann. Ein solcher Tuberkelbacillenfaden unterscheidet sich morphologisch in keiner Weise von einem Strahlenpilze. Die Corynebakterien, von denen der bekannteste Vertreter der Diphtheriebacillus ist, stehen den echten Bakterien etwas näher, sie bilden aber unter bestimmten Bedingungen ebenfalls verzweigte Fäden, die namentlich von den kurzfädigen Strahlenpilzen nicht zu unterscheiden sind.

Es ergibt sich also, daß die Strahlenpilze als selbständige Organismengruppe anzusehen sind, die zwischen den Bakterien und Pilzen steht. Sie haben gewisse Merkmale, die sie von den Bakterien unterscheiden, sie können daher nicht zu den Bakterien gestellt werden, obwohl sie

denselben sehr nahe stehen. Während von den Actinomyceten zu den Bakterien lückenlos alle denkbaren Übergänge vorhanden sind, besteht ein wesentlicher Abstand von den Pilzen, obwohl manche Merkmale auch auf eine Verwandtschaft mit diesen hinweisen.

Über die phylogenetische Entwicklung der Strahlenpilze lassen sich sicher begründete Angaben bisher nicht machen. Es ist möglich, daß sie höher entwickelte Bakterien sind, andererseits können sie reduzierte Pilze darstellen und drittens könnten sowohl die Bakterien als auch die Pilze von der gemeinsamen Stammform der Actinomyceten abstammen. Für die Richtigkeit der letzteren Möglichkeit sprechen manche Beobachtungen, ohne daß sie aber als Beweis gelten könnten. Man könnte sich die Entwicklung wie folgt vorstellen:

Strahlenpilze < Mycobakterien, Corynebakterien, Bakterien
Oidium—Hyphomyceten

Die systematische Gruppierung der bisher bekannten Strahlenpilz-Stämme bietet große Schwierigkeiten. Es wurden bisher ungefähr 150 Stämme beschrieben und mit Artnamen belegt. Die Unterschiede der einzelnen Strahlenpilze beziehen sich auf die Form und Farbe der Kolonien, auf die Färbbarkeit, auf die Fadenlänge in gewöhnlichen Ausstrichpräparaten, die Geruchsbildung, das Sauerstoffbedürfnis und eine Reihe anderer morphologischer und physiologischer Eigenschaften.

Größe und äußere Gestalt der Strahlenpilzfäden

Die Strahlenpilze bestehen aus mehr oder weniger langen, meist vielfach verzweigten Fäden. Querwände lassen sich in denselben nicht erkennen (s. Fig. 45 u. 46). Es bestehen demnach auch große Kolonien von mehreren Centimeter Durchmesser, wie wir sie leicht auf künstlichen Nährböden ziehen können, lediglich aus einem einzelnen Individuum bezw. aus einer einzigen Zelle.

Die Dicke der Fäden ist bei allen bisher untersuchten Stämmen nur wenig abweichend und beträgt meist ungefähr 1 μ. Die äußersten Grenzen liegen ungefähr zwischen 0,5 und 1,2 μ. Die Strahlenpilze haben also die Dicke der meisten Bakterien. Bemerkenswert ist, daß das Mycel eines bestimmten Stammes an allen Stellen ungefähr gleich dicke Fäden aufweist, die jüngsten und die ältesten Teile haben annähernd den gleichen Durchmesser.

Die Länge der Fäden ist, namentlich wenn wir nach dem üblichen Verfahren auf Objektgläsern hergestellte Ausstrichpräparate untersuchen, sehr verschieden. Die gewöhnlichen aeroben, Luftsporen bildenden Stämme haben eigentlich eine unbegrenzte Fadenlänge, ebenso ist die Anzahl der Verzweigungen an keine Grenze gebunden. Die Fäden der anaeroben und einiger aeroben Stämme zerfallen in Ausstrichpräparaten meist in kurze, bakterienartige Bruchstücke, in Kulturen werden auch die Fäden dieser Stämme sehr lang, sie sind aber im Gegensatz zu anderen Stämmen sehr leicht zerbrechlich (s. Fig. 47).

Äußerlich lassen die Strahlenpilzfäden eine weitere Differenzierung nicht erkennen. Zuweilen sind sie wellenförmig, bei Lufthyphen vor der Sporenbildung auch spiralig gebogen. Ein wesentliches Merkmal der

Strahlenpilze ist die Verzweigung der Fäden. Der Vorgang der Zweigbildung läßt sich an lebendem Material in geeigneten Kulturen leicht verfolgen. Die Sporen oder bei sporenlosen Formen als Ausgangsmaterial verwendete kurze Fadenstückchen beginnen bei Zimmertemperatur meist schon nach wenigen Stunden zu wachsen, und zwar entstehen ein, zwei



Fig. 45. Fäden aus einer Peptonwasserkultur eines aeroben, sporenlosen, ziegelrot gefärbten Stammes. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.



Fig. 46. Fäden aus einer Bouillonkultur eines aeroben, weiße Luftsporen bildenden Stammes. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

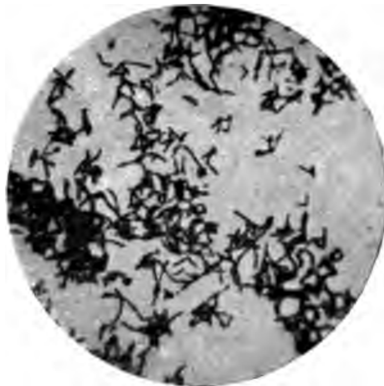


Fig. 47. Anaerober, menschenpathogener Strahlenpilzstamm. Die Fäden zerfallen in kurze, bakterienartige Stäbchen. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

oder mehrere Keimschläuche. Die gerade gestreckten oder leicht gekrümmten Fäden zeigen nach einigen Stunden an einer oder an mehreren Stellen zwischen der Spore und der Spitze der Keimfäden leichte Ausbuchtungen, die nach kurzer Zeit zu Seitenästen auswachsen. Die Seitenäste stellen sich meist rechtwinklig zur Hauptachse ein. Weitere Verzweigungen entstehen unregelmäßig an jüngeren oder älteren Fadenstücken, so daß die ursprüngliche Hauptachse bald nicht mehr zu erkennen ist (s. Fig. 48). Eine echte oder falsche Dichotomie kommt bei

Strahlenpilzen nicht vor. Sie haben eine echte Mycelbildung die derjenigen der Pilze entspricht. Die Verzweigung ist typisch monopodial, die Seitenzweige entstehen sekundär an fertig ausgebildeten Hauptachsen.

Die Strahlenpilzfäden lassen sich, auf Objektgläsern angetrocknet, wie die meisten Bakterien leicht mit Anilinfarben färben. Methylenblau, Methylviolett, Fuchsin und andere gebräuchliche Farbstoffe werden von den Fäden energisch festgehalten. Zur Färbung lebenden Materials eignet sich am besten Methylenblau. Die Sporen der Strahlenpilze

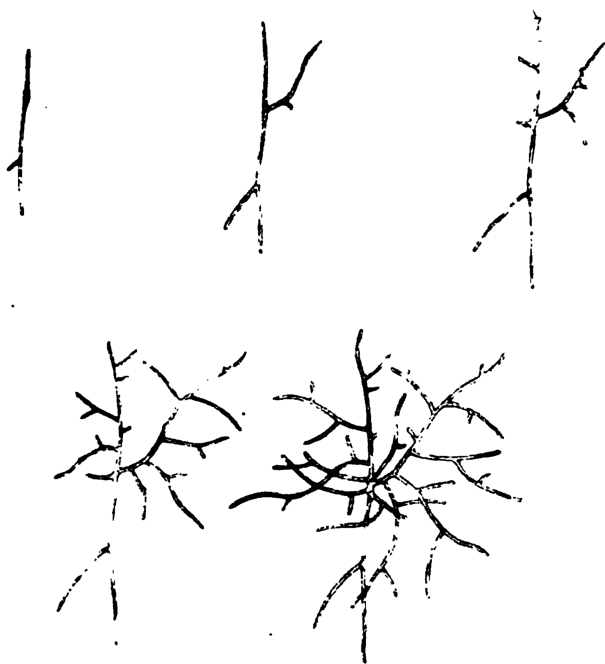


Fig. 48. Entwicklung eines Strahlenpilzmycels. Die aufeinanderfolgenden Stadien sind nach einem lebenden Präparat gezeichnet. Vergr. 1000.

unterscheiden sich in bezug auf ihre Färbbarkeit nicht wesentlich von den vegetativen Fäden, auch verhalten sich die verschiedenen Formen der Strahlenpilze, aerobe und anaerobe, langfädige und kurzfädige Stämme gewöhnlichen Färbungen mit Anilinfarben gegenüber annähernd gleich.

Alle Strahlenpilze sind nach Gram färbbar, nur wenige Stämme machen eine scheinbare Ausnahme. Wenn man von solchen Stämmen ganz junge Fäden färbt und zur Entfärbung Anilinöl anstatt Alkohol verwendet, so behalten auch diese die blaue Farbe bei.

Einzelne Stämme, vor allem pathogene, in Kulturen aerob wachsende Formen, können mehr oder weniger säurefest sein. Die Säurefestigkeit erreicht aber niemals den Grad der Tuberkelbacillen. Die meisten säurefesten Strahlenpilze entfärben sich in Salzsäure-Alkohol, behalten aber die Farbe in verdünnten Mineralsäuren. Die Säurefestigkeit der Strahlenpilze ist kein konstantes Merkmal, sie kann gänzlich verschwinden und sich andererseits wieder steigern lassen.

Die Zellmembran

An frischem, ungefärbten Strahlenpilzmaterial ist eine Zellmembran wie bei den Bakterien kaum zu erkennen. Die Membran durch Plasmolyse sichtbar zu machen ist im allgemeinen nicht möglich, da sich beim Zusammenziehen des Plasmas die dünne Membran mit zusammenzieht. In älteren Kulturen ist die Membran leicht dadurch zu erkennen, daß der Zellinhalt an gewissen Stellen fehlt, das Plasma ist auf längere oder kürzere Strecken zurückgezogen, während die plasmafreien Stellen die Membran deutlich hervortreten lassen. Sie ist sehr dünn, irgend eine Differenzierung ist an ihr nicht zu erkennen.

Durch Farbstoffe konnte die Membran der Strahlenpilze nicht sichtbar gemacht werden. Mit Jod-Jodkalium, Jod und Schwefelsäure und Chlorzinkjod trat eine Färbung nicht ein. In Chloralhydrat und Eau de Javelle wurde die Membran nicht gelöst, auch nicht in verdünnter Kalilauge. In starker Kalilauge wurden die Zellwände nach einigen Stunden zu einer formlosen gallertigen Masse verquollen. Konzentrierte Schwefelsäure färbt die Zellwände dunkelbraun, nach längerer Einwirkung werden sie teilweise gelöst. Konzentrierte Essigsäure greift die Zellmembran der Strahlenpilze nicht an, Antiformin löst sie nach 24 Stunden vollkommen auf. Im allgemeinen zeigte sich, daß die Zellmembran der Strahlenpilze sich ähnlich verhält wie die der Bakterien.

Das Cytoplasma

Bei mikroskopischer Betrachtung erscheint der Inhalt der Strahlenpilzfäden meist homogen, nur in älteren Kulturen ist zuweilen ein Zerfall des plasmatischen Inhaltes zu beobachten, namentlich bei einigen kurzfädigen Stämmen kann das Cytoplasma zuweilen durch die Vakuolen zu wabenförmigen Strängen zusammengedrückt werden.

Bemerkenswert ist das Vorkommen von stark färbbaren Körnchen in älteren Fäden. Dieselben scheinen aus dichterem Eiweiß (Volutin) zu bestehen. Bei kurzfädigen Stämmen geben diese Körnchen oft das typische Bild der Polkörnchen bei Diphtheriebacillen. Manche Autoren (z. B. Dresel 1914) schreiben diesen Polkörnern bei Strahlenpilzen einen besonderen diagnostischen Wert zu und halten sie für ein charakteristisches Merkmal pathogener Stämme. Diese Annahme trifft aber bestimmt nicht zu, da solche Körnchen bei allen Stämmen, auch bei den aeroben, langfädigen Luftformen gebildet werden. Daß es sich bei diesen Körnchen um Fortpflanzungskörper (Gonidien) handelt, wie Löhnis (1921) in neuster Zeit annimmt, konnte bisher durch keinerlei Beobachtung wahrscheinlich gemacht werden.

Über die Plasmolysierbarkeit der Strahlenpilze bestehen verschiedene Ansichten. Neukirch (1902) gibt an, daß es ihm leicht gelang, die von ihm untersuchten Stämme in Kochsalzlösungen zu plasmolysieren. Gilbert (1904) dagegen berichtet, trotz vieler Versuche niemals eine Plasmolyse erhalten zu haben. Eine genaue Prüfung dieser Angaben (Lieske 1921) zeigte, daß es tatsächlich nicht gelingt, bei Strahlenpilzen eine echte Plasmolyse zu erzielen. In starken Salzlösungen zieht

sich zwar das Plasma beträchtlich zusammen, zu gleicher Zeit schrumpft aber auch die Membran, ein deutliches Abheben der Membran vom Plasma konnte niemals beobachtet werden.

Zellkerne

Über die Zellkerne der Strahlenpilze wurde zuerst eingehender von NEUKIRCH (1902) berichtet. Er beobachtete in lebenden Strahlenpilzfäden am besten nach Zusatz von sehr verdünntem Methylenblau stark

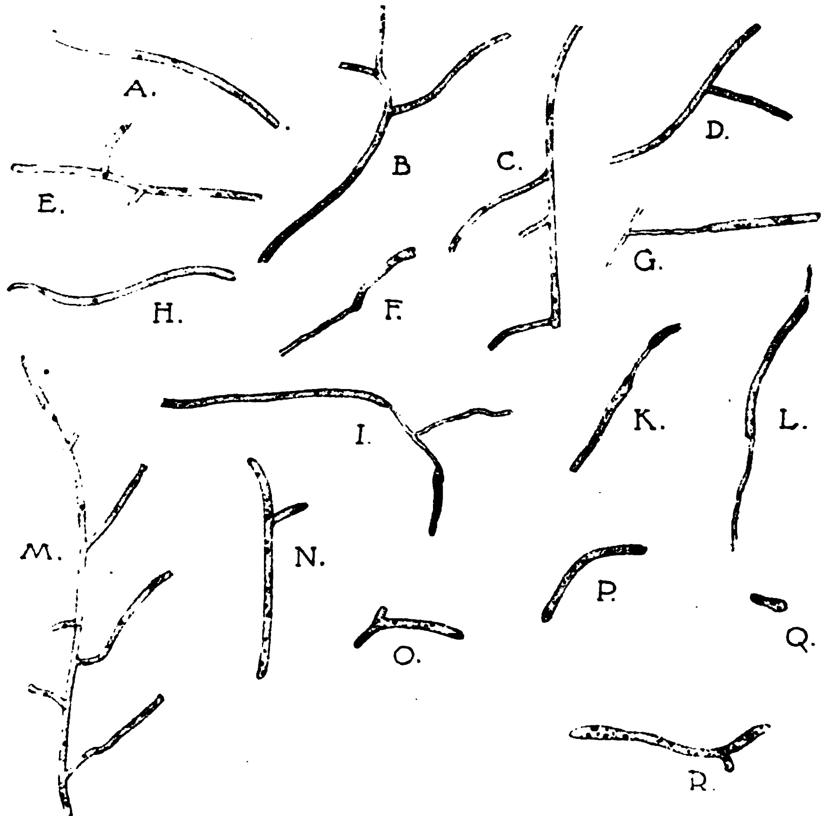


Fig. 49. Gefärbte Körnchen (Zellkerne?) in lebenden Strahlenpilzfäden, mit sehr stark verdünnter Methylenblaulösung behandelt. Vergr. 1200.

lichtbrechende, den Farbstoff speichernde Körnchen, die er für Zellkerne hält. Er gibt sogar an, eine Teilung der Körnchen beobachtet zu haben. Diese Angaben NEUKIRCHs wurden in scharfer Weise von GILBERT (1904) zurückgewiesen. Er erklärt, die Angaben NEUKIRCHs in keinem Punkte bestätigen zu können, die Körnchen seien lediglich durch in der optischen Achse liegende junge Verzweigungen vorgetäuscht worden. In letzter Zeit gab DRECHSLER (1919) an, Zellkerne bei Strahlenpilzen nachgewiesen zu haben, seine unvollständigen Angaben gestatten leider nicht, seine Befunde genau nachzuprüfen.

Eine genaue Nachprüfung der vorstehenden Arbeiten (LIESKE 1921) zeigte, daß in den Strahlenpilzfäden tatsächlich die von NEUKIRCH beschriebenen Körnchen vorhanden sind. Sie sind am besten an lebendem Material mit sehr verdünntem Methylenblau sichtbar zu machen, lassen sich aber keineswegs in allen Fällen nachweisen, wodurch die Angaben GILBERTS verständlich werden. Es gelang bei sehr vielen Untersuchungen immer nur in einzelnen Fällen, die Körnchen zu beobachten. Sie sind sicher identisch mit den von A. MEYER (1912) bei Bakterien als Zellkerne beschriebenen Gebilden, daß es sich aber tatsächlich um echte Zellkerne handelt ist bisher keineswegs erwiesen. Färbungen mit spezifischen Kernfarbstoffen ergaben keine befriedigenden Resultate.

Bei der sehr geringen Größe der Körnchen (ungefähr 0,3 μ Durchmesser) ist es kaum möglich, eine Teilung exakt zu beobachten, auch sonst liegen bisher keinerlei Beweise für die Kernnatur der Körnchen vor. Es ist aber durchaus möglich, daß es sich bei diesen Gebilden um Zellkerne oder wenigstens diesen funktionell ähnliche Gebilde handelt (s. Fig. 49).

Sporen

Viele Strahlenpilze bilden auf festen oder flüssigen Nährböden Kolonien, die durch ihr kreideweißes Aussehen sehr auffällig sind und sich von den Kolonien aller anderen Mikroorganismen leicht unterscheiden lassen. Die kreidige Beschaffenheit wird durch Luftsporen veranlaßt, die aber nicht bei allen Stämmen auftreten, bei vielen können sie fehlen. In den neueren Arbeiten über Strahlenpilze finden sich in bezug auf die Sporenbildung meist die Angaben von LACHNER-SANDOVAL (1898) wiedergegeben, der angibt, daß zwei verschiedene Arten von Sporen gebildet werden, die Fragmentationssporen und die Segmentationssporen. Nach ihm ist die Fragmentation „ein Zerfall des Protoplasmas innerhalb der Zellmembran in verschieden große, oft unregelmäßige Stücke, die durch Verreibung oder auch spontan ihren Zusammenhang durch Zerstörung der dazwischenliegenden Membran verlieren". SAUVAGEAU und RADAIS (1892) geben weiter an, „daß die Fadenfragmente wie bei einigen Schimmelpilzen an ihren Enden vernarben und so eine einzelne Zelle bilden, eine Art Spore, die, wenn sie auf geeignete Nährmedien gelangen, anwachsen, sich verzweigen und einem neuen Pflänzchen den Ursprung geben".

Die Luftsporen, die LACHNER als Segmentationssporen bezeichnet, sollen dadurch entstehen, daß zunächst in den Fäden Querwände auftreten, die durch diese Wände abgetrennten Zellstücke sollen später zu Sporen umgebildet werden. Diese Angabe beruht sicher auf einem Beobachtungsfehler, da in Wirklichkeit solche Querwände niemals gebildet werden. NEUKIRCH bezeichnete später die Segmentationssporen LACHNERS als „Fragmentationssporen", und andere, angeblich durch Querteilung der Fäden entstehende Sporen als „Oidiosporen".

Eine genaue Nachprüfung aller dieser Angaben wurde von LIESKE (1921) ausgeführt. Die Luftsporen, welche den Kolonien vieler Strahlenpilze das charakteristische kreidige Aussehen verleihen, entstehen wie folgt: Einzelne Fäden der Kolonie beginnen über das Substrat in die Luft zu wachsen und rollen sich dabei häufig spiralig ein. Der Inhalt

dieser Lufthyphen erscheint zunächst homogen, später treten in ziemlich regelmäßigen Abständen schmale helle Zonen auf, die allmählich deutlicher werden, und die, da sie sich nur wenig verbreitern, leicht Querwände vortäuschen können. Es handelt sich dabei aber bestimmt nur um Zonen, in denen das Plasma sich zurückgezogen hat. Die durch

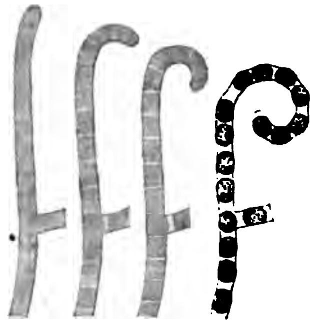


Fig. 50. Schematische Darstellung der Luftsporenbildung. Vergr. 2000.



Fig. 51. Luftsporen eines aeroben Stammes. Klatschpräparat. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.



Fig. 52. Seitenständige Luftsporen eines thermophilen Stammes. Klatschpräparat einer 6 Tage alten Kultur bei 37 Grad. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

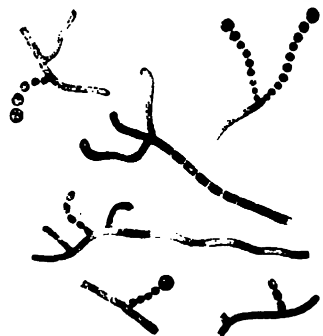
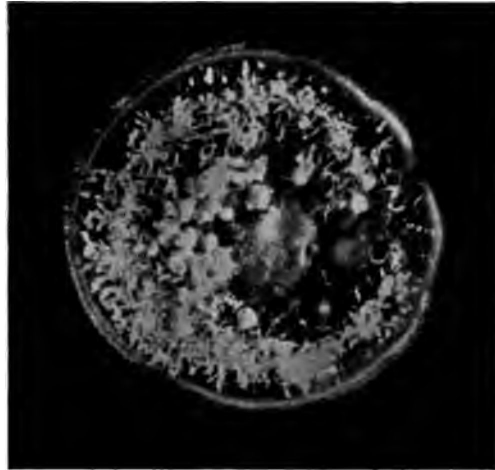


Fig. 53. Bildung unregelmäßiger Luftsporen bei einem thermophilen Stamm. Vergr. 1200.

die Querzonen entstandenen cylindrischen Fragmente des Luftfadens grenzen sich immer schärfer ab, bei manchen Stämmen ziehen sie sich schließlich zu ovalen oder kugeligen Gebilden zusammen. Nachdem die Sporen ausgebildet sind, zerfällt der ursprüngliche Zellfaden bei der leisesten Berührung in die einzelnen Teilstücke (s. Fig. 50).

Die einzelnen Sporen sind entweder cylindrisch oder mehr oder weniger kugelig (s. Fig. 51). Ob sie innerhalb des Mutterfadens von

vollständig neuen Membran umgeben werden, ist schwer zu entden. Auf Grund vieler Beobachtungen ist es jedoch wahrscheinlich, lediglich an den Trennungsstellen neue Membranen gebildet werden. Luftsporen der Strahlenpilze stellen lediglich Stücke eines gewöhn-n Fadens dar, die durch Zusammenziehung des plasmatischen tes eine etwas dichtere Konsistenz haben. An der Trennungsstelle



'ig. 54. Coremienbildung. Die Luftsporen sind zu dicht zusammenstehenden, büschelförmigen Gruppen angeordnet. Vergr. $3^1/_2$.



5. Keimung runder Strahlen-ilzsporen. Vergr. 1200.



Fig. 56. Schema der Entstehung der Vierhyphensporen.

halb des Mutterfadens vernarben die zu Sporen werdenden Faden-e genau so, wie das jedes mechanisch abgetrennte Stück eines ativen Fadens tut.

Die von verschiedenen Autoren als Fragmentationssporen oder sporen bezeichneten Gebilde entstehen genau auf die gleiche Weise. primäre Bildung von Querwänden in den Fäden findet niemals — Manche thermophile Stämme, namentlich solche mit grünen poren, zeigen noch einen anderen Modus der Sporenbildung. Es

entstehen hier neben den gewöhnlichen Luftsporen an anderen Hyphen kurze Seitentriebe, die birnenförmig anschwellen und sich als Sporen von der Mutterhyphe ablösen. Die Hauptachse zerfällt dabei häufig auch noch in Sporen (s. Fig. 52).

Die Luftsporen eines Strahlenpilzstammes sind meist annähernd gleich groß, in seltenen Fällen, namentlich bei thermophilen Formen, können die an den Enden der Fäden gebildeten Sporen beträchtlich größer sein als die normalen (s. Fig. 53).

Die Lufthyphen, aus denen die Sporen entstehen, bedecken meist gleichmäßig die ganze Kolonie, falls keine Sporenringe gebildet werden, d. h. ein regelmäßiger Wechsel zwischen sporentragendem und sporenlosem Mycel vorhanden ist. Zuweilen läßt sich eine Art Coremienbildung beobachten (s. Fig. 54). Es kann vorkommen, daß die Lufthyphen sich bündelweise zusammenlegen und säulenförmige Sporengruppen bilden. Die in solchen Coremien gebildeten Sporen unterscheiden sich nicht von den gewöhnlichen Luftsporen.

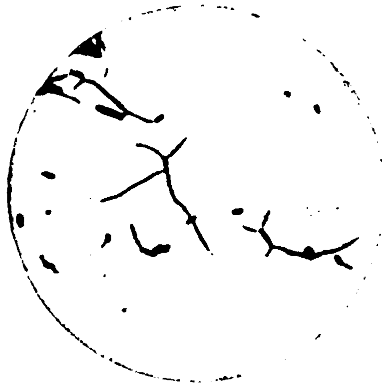


Fig. 57. Vierhyphensporen eines aeroben Strahlenpilzstammes. Agarkultur 14 Tage bei Zimmertemperatur. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

Die Luftsporen keimen unter günstigen Bedingungen in wenigen Stunden (s. Fig. 55). Material aus alten Kulturen (die eingetrockneten Sporen bleiben nachweislich über 15 Jahre lang lebensfähig) braucht zur Keimung längere Zeit. Der Vorgang der Keimung ist weiter nichts als ein einfaches Weiterwachsen des kurzen Fadenstückes, das die Sporen darstellen. Es findet dabei keine Durchbrechung oder Abstoßung einer äußeren zweiten Hülle statt, wie das bei den Sporen der meisten Mikroorganismen der Fall ist. Die cylindrischen Sporen vergrößern sich bei der Keimung einfach in der Längsrichtung, es ist dabei meist gar nicht möglich, den neuen Zuwachs von der ursprünglichen Spore zu unterscheiden. Die runden oder ovalen Luftsporen keimen meist an zwei oder mehreren Stellen. Sie entstehen durch Zusammenziehen und Abrunden eines etwas längeren Fadenstückes, ihr Durchmesser ist gewöhnlich etwas größer als der des Mutterfadens. Bei der Keimung zeigt sich daher, daß die auswachsenden Hyphen etwas dünner als die Sporen sind, die Sporen bleiben nach der Keimung oft deutlich erkennbar.

Außer den bisher geschilderten Sporen, die eigentlich nur Teilstücke eines vegetativen Fadens darstellen, wurde bei vielen Stämmen noch eine sehr merkwürdige Art der Sporenbildung beobachtet (Lieske 1921). Zuweilen biegen sich lange Mycelfäden an einem Ende leicht nach einer Seite um. An der äußeren Krümmungsfläche entstehen dann dicht nebeneinander zwei kurze Seitenäste, die meist nur eine geringe Länge erreichen. Auch der ursprüngliche Faden wächst gewöhnlich nicht weiter. Das durch die beiden Seitenäste abgegrenzte Stück des Mutterfadens verdickt sich nun allmählich auf ungefähr das doppelte seines ursprünglichen Durchmessers. Die beiden Enden des Mutterfadens

und die beiden Seitenäste stellen sich in Winkeln von ungefähr 120° zu dem verdickten Fadenstück ein und ihr Inhalt zieht sich größtenteils in das Fadenstück zurück. Schließlich sterben die vier Fäden ab, nur das von ihnen begrenzte kurze Fadenstück bleibt als Spore erhalten (s. Fig. 56, 57).

Die geschilderte Form der Sporenbildung ist für Strahlenpilze äußerst charakteristisch und es erscheint ausgeschlossen, daß es sich dabei um einen zufälligen und biologisch bedeutungslosen Vorgang handelt. Vielleicht liegt hier eine Art Sexualität vor. Soweit festgestellt werden konnte, zieht sich bei der Entstehung der Spore ein Teil des plasmatischen Inhaltes der vier an die Spore angrenzenden Hyphen in dieselbe zurück. Ob dabei Kernverschmelzungen stattfinden, konnte bisher nicht festgestellt werden. Es wurden bei der Färbung der lebenden Sporen mit sehr verdünntem Methylenblau mehrmals zwei stark färbbare längliche Körnchen, je eins an einem Ende der Spore, beobachtet. Eine weitere Untersuchung der geschilderten Art der Sporenbildung wird sicher noch interessante Resultate ergeben.

Die „Vierhyphensporen" keimen an den Ecken aus, d. h. an den Stellen, an denen vorher die Mycelfäden angesetzt waren. Es kann nur ein Keimschlauch ausgebildet werden, häufig keimen die Sporen aber auch an zwei, drei oder an allen vier Ecken. Eine wesentlich erhöhte Widerstandsfähigkeit der Vierhyphensporen gegen äußere Einflüsse konnte nicht festgestellt werden. Bemerkenswert ist, daß eine ähnliche Erscheinung zuweilen beim Diphtheriebacillus beobachtet wird.

Abweichende Wachstumsformen

Von dem normalen Typus abweichende Wachstumsformen finden sich bei Strahlenpilzen sehr häufig. In älteren Kulturen treten oft schlauchförmige oder keulige Verdickungen der Fäden auf. Namentlich die Fadenenden zeigen oft solche Verdickungen, die aber, wie zuweilen fälschlich angenommen wurde, mit den Kolben der Strahlenpilzdrusen bei actinomycotischen Erkrankungen nichts zu tun haben.

Experimentell lassen sich Involutionsformen bei allen Strahlenpilzen, auch bei den anaeroben pathogenen Stämmen, leicht herstellen durch Zusatz gewisser Stoffe zum Nährboden (LIESKE 1921). Es entstehen im extremsten Falle große Kugeln, die an die ursprünglichen Fäden in keiner Weise erinnern, und deren Durchmesser ein Vielfaches des Mutterfadens betragen kann (s. Fig. 58 u. 59). LÖHNIS (1921) hält es für möglich, daß diese aufgetriebenen Fäden „Sporangien" darstellen. Es konnte jedoch niemals beobachtet werden, daß in denselben irgendwelche entwicklungsfähigen Fortpflanzungsorgane entstehen. Bringt man die kugeligen Gebilde auf geeignete Nährböden, so wachsen sie an einer oder an mehreren Stellen zu normalen Fäden von gewöhnlicher Dicke weiter. Eine Durchbrechung oder Abstoßung einer Membran ist dabei nicht zu beobachten.

Die Strahlenpilze können bei Menschen und Tieren gefährliche und sogar zum Tode führende Krankheiten verursachen. Die Form des Wachstums innerhalb des Organismus ist in mancher Beziehung abweichend von dem Wachstum bei rein saprophytischer Lebensweise. In

den von den Strahlenpilzen befallenen Geweben finden sich nur in seltenen Fällen lange Fäden. An frisch infizierten Stellen kann man kurze, verzweigte, grampositive Fäden finden, später bilden dieselben meist Körnchen, die aus dicht verflochtenen Pilzfäden bestehen, Diese Körnchen, die bis hirsekorn groß werden können, zeigen vielfach eine



Fig. 58. Entstehung kugeliger Involutionsformen bei A. polychromogenes. Objektglaskultur, Bouillontropfen 24 Stunden bei 37 Grad. Gefärbt mit Karbolfuchsin. Phot. Vergr. 850.

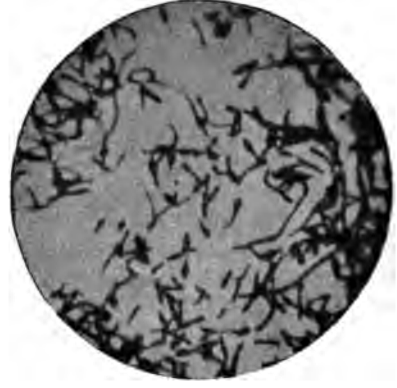


Fig. 59. Bildung von Involutionsformen bei einem anaeroben, menschenpathogenen Stamm. Fleischextrakt Pepton - Bouillon + 1 % Lithiumchlorid, 6 Tage bei 37 Grad. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

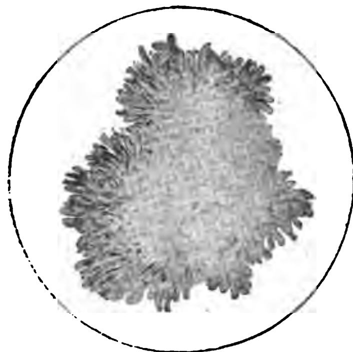


Fig. 60. Strahlenpilzdruse aus Eiter bei einer Actinomycose des Menschen. Frisches, ungefärbtes Präparat. Vergr. 600.

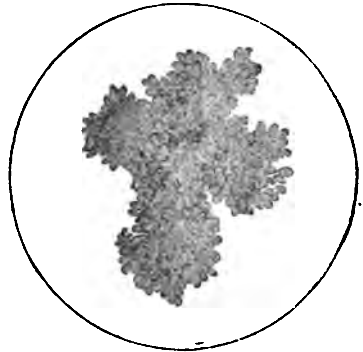


Fig. 61. Strahlenpilzdruse aus einer actinomycotischen Rinderzunge. Frisches, ungefärbtes Präparat. Vergr. 600.

sehr merkwürdige Oberfläche, da die Enden der einzelnen Fäden keulig oder kolbenförmig anschwellen und dem ganzen Gebilde ein traubenförmiges Aussehen verleihen (s. Fig. 60 u. 61).

Diese in der medizinischen Literatur als „Strahlenpilzdrusen“ bezeichneten Körnchen spielen für die Erkennung der Actinomycose eine sehr große Rolle, es ist aber sicher erwiesen, daß es auch Fälle von echter Strahlenpilzkrankheit gibt, bei denen diese Drusen fehlen und

bei denen die Strahlenpilzfäden frei oder zu Körnern verfilzt sich im Gewebe entwickeln.

Bereits BOSTROEM (1891), einer der ersten Beobachter der Strahlenpilze, hat auf diese Tatsache hingewiesen.

Die Kolben umgeben das Geflecht der Strahlenpilzfäden nicht immer von allen Seiten, es kommt vor, daß einzelne kolbenlose Fadenpartien in das Substrat hineinragen. Die Ansicht von DE BARY (1884), daß die Drusen mit den Fruchtkörpern höherer Pilze zu vergleichen seien, und daß die herausragenden Fäden, das „Wurzelgeflecht“, einen wesentlichen Bestandteil der Drusen darstellen, ist längere Zeit beibehalten worden, entspricht aber sicher nicht den Tatsachen.

Die Kolben, welche die Drusen zusammensetzen, sind aufzufassen als Degenerationserscheinungen. Ob die gallertige Substanz, welche die Fadenenden umgibt, von den Fäden selbst ausgeschieden wird oder ob sie ein Ausscheidungsprodukt des befallenen Organismus darstellt, konnte bisher nicht entschieden werden. Die Kolbenbildung ist übrigens für Strahlenpilze nicht spezifisch, ganz analoge Bildungen wurden auch beim Tuberkelbacillus beobachtet.

Reservestoffe, Farbstoffe, Riechstoffe

Die Reservestoffe der Strahlenpilze sind bisher noch sehr wenig untersucht worden. Feine Körnchen, die sich im Protoplasma nachweisen lassen und die mit Methylenblau färbbar sind, stellen vielleicht Reserveeiweiß (Volutin) dar (s. Fig. 62).



Fig. 62. Stark färbbare Körnchen bei *A. polychromogenes*. Kultur 24 Stunden bei 37° in einer wässerigen Lösung von 2 % Traubenzucker + 2 % Menschenblutserum. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

Farbstoffe spielen bei den Strahlenpilzen eine große Rolle. Die Kolonien vieler Stämme sind lebhaft gefärbt, rote, violette, blaue, grüne, gelbe, braune und schwarze Farben sind häufig zu beobachten. Wie bei den Bakterien lassen sich chromopare und chromogene Stämme unterscheiden. Bei den chromoparen Stämmen ist das Mycel selbst gefärbt, während die chromogenen Stämme den Farbstoff in das umgebende Substrat ausscheiden, ohne selbst gefärbt zu sein. Eine nähere Untersuchung der Farbstoffe wurde von LIESKE (1921) ausgeführt. Daß den Farbstoffen, die ein sehr wenig konstantes Merkmal der Strahlenpilze darstellen, eine besondere biologische Bedeutung zukommt, ist nicht anzunehmen.

Die meisten aeroben Stämme erzeugen einen mehr oder weniger starken Geruch. Zunächst gibt es Stämme, die einen ausgesprochenen „Erdgeruch“ hervorbringen. Der Riechstoff wurde von RULLMANN (1895) näher untersucht. Ein etwas abweichender Geruch ist der „Modergeruch“. Er scheint nur eine Modifikation des Erdgeruches zu sein. Stämme,

die anfangs Erdgeruch erzeugen, können später nach Moder riechen und umgekehrt. In seltenen Fällen, namentlich bei thermophilen Stämmen, tritt ein starker, sehr angenehmer Geruch nach frischen Früchten auf.

Das Vermögen Riechstoffe zu bilden ist ebenfalls ein sehr veränderliches Merkmal der Strahlenpilze. Stämme, die anfangs geruchlos waren, können nach kurzer Kulturdauer einen intensiven Geruch erzeugen, andere, stark riechende Stämme verlieren den Geruch vollständig.

Variabilität

Genaue Untersuchungen von über 100 verschiedenen Strahlenpilzstämmen zeigten in den letzten Jahren (LIESKE 1921), daß dieselben



Fig. 63. *Actinomyces polychromogenes.* Kultur auf Nähragar 4 Wochen bei Zimmertemperatur. Die Kolonien bestehen aus kokkenartigen Gebilden. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.



Fig. 64. *A. polychromogenes* aus Kultur in Fleischextrakt-Pepton-Bouillon 24 Stunden bei 37 Grad. Es werden kurze, echt verzweigte Fäden gebildet. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

eine ganz erstaunliche Veränderlichkeit der morphologischen und physiologischen Eigenschaften aufweisen. Die einzelnen Stämme unterscheiden sich morphologisch in der Hauptsache durch die Länge der Fäden in gewöhnlichen Ausstrichpräparaten, durch Form und Farbe der Kolonien, die Fähigkeit der Sporenbildung usw. Auf Grund dieser morphologischen und einer Reihe physiologischer Eigenschaften wurden von vielen Autoren die von ihnen untersuchten Stämme mit Artnamen belegt, wie das bei höheren Organismen üblich ist.

Alle bisher zur Unterscheidung der einzelnen Stämme angeführten Eigenschaften sind nun aber in weitesten Grenzen veränderlich. Es können z. B. ursprünglich intensiv gefärbte Stämme ihren Farbstoff vollständig verlieren, sporenlose Stämme können sehr reichlich Sporen bilden und umgekehrt, auch die Fadenlänge variiert sehr stark. Daß Strahlenpilze unter veränderten Außenbedingungen andere Eigenschaften annehmen, ist nicht verwunderlich, es handelt sich dabei um Modifikationen, die nicht oder nur wenige Generationen erblich sind (s. Fig. 63, 64, 65). Aber auch unter gleichbleibenden Außenbedingungen wurden an absoluten Reinkulturen weitgehende Veränderungen morphologischer und

physiologischer Eigenschaften beobachtet, die dauernd erblich blieben. Auffällig ist besonders die Sektorenbildung der Kolonien. Es kommt nicht selten vor, daß in einer Kolonie einer absoluten Reinkultur eines Stammes ohne erkennbare Ursachen ein oder mehrere Sektoren gebildet werden, die wesentlich abweichende Eigenschaften aufweisen. Bei der Abimpfung zeigt sich, daß die in den Sektoren neu aufgetretenen Eigenschaften dauernd erblich sind. Es handelt sich also vererbungstheoretisch um Mutationen. Es wurde z. B. auf diese Weise beobachtet die Entstehung eines gelben Stammes aus einem roten, die Entstehung sporenloser Stämme aus sporenbildenden wurde in mehreren Fällen festgestellt.



Fig. 65. *A. polychromogenes*, Kultur 24 Stunden bei 37 Grad in Kartoffelwasser. Es werden lange verzweigte Fäden gebildet. Phot. Vergr. 850.

Da alle bisher zur Unterscheidung der einzelnen Strahlenpilzstämme angewendeten Merkmale weitgehend veränderlich sind, ist es nicht möglich, wie bei höheren Organismen Artbezeichnungen anzuwenden. Wie wertlos die in der Literatur angegebenen Artbezeichnungen sind, geht daraus hervor, daß es bei weit über 100 sehr genau untersuchten Stämmen auch nicht in einem einzigen Falle möglich war, einen Stamm mit einem der zahlreichen in der Literatur beschriebenen Strahlenpilzarten einwandfrei zu identifizieren.

Literatur

De Bary. 1884. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.
Bostroem. 1891. Untersuchungen über die Actinomycose des Menschen. Zieglers Beiträge zur path. Anatomie, Bd. 9, S. 1.
Cohn, F. 1874. Biologische Mitteilungen über Bakterien. 51. Jahresber. der schles. Gesellschaft für vaterländ. Kultur.
Drechsler. 1919. Morphology of the genus Actinomyces. Bot. Gaz., Bd. 67, S. 65 und 147.
Dresel. 1914. Zur Kenntnis der Actinomycose. Zieglers Beiträge zur path. Anat., Bd. 60, S. 185.
Eppinger. 1896. Die durch Cladothricheen (Streptothricheen usw.) hervorgerufenen Erkrankungen. Lubarsch u. Ostertag, Ergebnisse usw., Bd. III, S. 328.
Gilbert. 1904. Über *Actinomyces thermophilus* und andere Actinomyceten. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 47, S. 383.
Lachner-Sandoval. 1898. Über Strahlenpilze. Straßburg.
Lieske. 1921. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze. Berlin.
Löhnis. 1921. Studies upon the life cycles of the bacteria. Washington.
A. Meyer. 1912. Die Zelle der Bakterien. Jena.
Neukirch. 1902. Über Strahlenpilze. Straßburg.
Rullmann. 1895. Chemisch bakteriologische Untersuchungen von Zwischendeckenfüllungen mit besonderer Berücksichtigung von *Cladothrix odorifera*. Diss. München.
Sauvageau et Radais. 1892. Sur les genres Cladothrix, Streptothrix et Actinomyces. Ann. de l'Inst. Pasteur, Bd. 6, S. 242.
Schlegel. Die Actinomycose, im Handbuch der pathog. Mikroorganismen von Kolle und Wassermann.

Autorenregister

Ambroz, 24

de Bary, 39, 83.
Benecke, 2.
Berger, 14.
Bersa, 54 f.
Berthold, 8.
Beythien, 52.
Binaghi, 13.
Bollinger, 69.
Boni, 13.
Bostroem, 69, 83.
Brefeld, 3.
Brudny, 14.
Buder, 56 f.
Buerger, 13.
Bütschli, 3, 13, 21, 55.

Cohn, 1, 3, 34, 69.

Drechsler, 69, 76.
Dresel, 75.

Ehrenberg, 1, 16.
Ehrlich, 14.
Eisenberg, 10, 13.
Ellis, 10, 18 f., 51.
Enderlein, 47.
Engelmann, 57.
Engler, 41.
Eppinger, 69.
van Ermengen, 17.
Errera 8.

Fischer, 3, 14 f., 20 f.
Fontes, 15.
Förster, 47 f.
Fuhrmann, 20.

Garbowsky, 60.
Gicklhorn, 52, 55.
Gilbert, 75—77.
Gotschlich, 21.
Grimme, 14 f., 30, 34.
Griffiths, 54.
Guilliermond, 24.

Hallier, 3.
Harz, 69.
Hempel, 52.
Hertwig, 46.
Hinze, 24, 54.
Hueppe, 39.

Ilkewicz, 21.

Kantorowicz, 14.
Keil, 53.
Kircher, 1.
Klebs, 8.
Klein, 3.
Koch, A., 15.
Koch, Rob., 2 f., 34, 59.
Kolle, 2.
Kraft, 52.
Kurth, 39.

Lachner-Sandoval, 69, 77.
Leeuwenhock, 1.
Lehmann, 2, 31, 58 f.
Lieske, 42, 48, 52, 69, 75, 77, 80 f., 83 f.
Löffler, 17, 20.
Löhnis, 2, 13, 33, 40—48, 51, 60, 75, 81.

Matzuschita, 40.
Meirowsky, 40.
Mencl, 23.
Metschnikoff, 33.
Meyer, A., 2, 4, 10, 12 f., 15 f., 19—24, 27—31, 34 f., 38, 57, 77.
Migula, 2—4, 10, 16, 21, 32—34.
Moeller, 58.
Molisch, 48, 51, 56—58.
Müller, Fr., 1.

Nägeli, 3, 60.
Nakanishi, 21.
Neide, 14.
Neukirch, 69, 75—77.
Neumann, 2, 31, 58 f.

Pasteur, 2, 34, 59.
Petri, 34.
Pothoff, 48.
Preisz, 22.
Pringsheim, 60.

Radais, 77.
Reichert, 20.
Rullmann, 83.
Ruzicka, 2

Sauvageau,
Schaudinn,
Schlegel, 6
Schottelius,
Schußnig, 2
Shibata, 31.
Skene, 57.
Smith, 43, 6
Söhngen, 58.
Swellengrebe.

van Tieghem,
Toenniessen,
Trautwein, 55
Trécul, 28.

Vejdowsky, 23.
Vierling, 58.

Wager, 21.
Wagner, 21.
Warlich, 21.
Wassermann,
West, 54.
Winogradsky,
60.

Yamamoto, 20.

Zettnow, 10, 13, 1
21.
Zopf, 3, 33.

Sachregister

am Schewiakoff 54.
s 69.
s bovis 69.
Substanz 45.
n 34, 39.
bacteriaceae 5, 56.
5.
r 60.

acter 20, 28, 35.
cis 9, 13, 18, 34, 36, 39.
crosporus 10, 15, 21, 24, 38.
— *bütschlii* 26, 46.
— *carotarum* 28.
— *cohaerens* 28.
— *ellenbachensis* 29.
— *graveolens* 29.
— *lactis* 29.
— *maximus buccalis* 24.
— *megatherium* 29.
— *mycoides* 9, 24 f., 29, 38 f.
— *nitri* 24.
— *oxalaticus* 16, 32.
— *Petasites* 29.
— *robur* 28.
— *sporonema* 37.
— *subtilis* 13, 19, 28, 34, 37, 39.
— *teres* 28.
tetani 9, 39.
tumescens 10, 12, 21, 29.
— *vulgatus* 9.
— *Zopfii* 39.
Bacteriaceae 5.
Bacterium acidi lactici 9, 13.
— *caviae* 26, 36.
— *coli* 9, 13.
— *fusiforme* 7.
— *influenzae* 9.
— *merismopedioides* 33.
pneumoniae 7, 13.
rodigiosum 7, 9, 31, 39.
oteus 19.
cyaneum 9, 39.
rculosis 21.
i 10, 13, 18, 39.
eum 31.
ythrin 57.
irpurin 57.
5, 53.
, 53.
lis 8, 24 f., 53.

Chlamydobacteriaceae 5.
Chlamydothrix sideropous 51.
Chlamydozoen 43.
Chromatin 23.
Chromatinbänder 24.
Chromatinkörnchen 23, 24.
Chromatinseele 26.
Chromatium Okenii 48.
Chromogene Bakterien 31.
Chromopare Bakterien 31.
Cladothrix 5, 15, 40, 69.
Clonothrix 5, 8, 15, 33, 40, 49.
Conjunktion 47.
Corynebakterien 59, 71.
Crenothrix 5, 8, 15, 33, 40, 49.
Cytoplasma der Bakterien 13.
Cytoplasma der Strahlenpilze 75.

Dextrin 28.
Dichotomie der Strahlenpilze 73.
Diphtheriebacillus 59, 71.
Diplokokken 7.
Discomyces 69.

Eisenbakterien 48.
Eiweiß 16.
Ektoplasma 10, 20.
Endosporen der Bakterien 33, 34.
Exine 37.
Exosporen 39.

Farbstoffe der Bakterien 31.
Farbstoffe der Strahlenpilze 83.
Fett 16, 29.
Filtrierbare Vira 42.
Fortpflanzungskörper 33.
Fortpflanzungsorgane 33.
Fragmentationssporen 77.

Galaktan 13.
Gallionella ferruginea 50.
Geißeln 19.
Geißelschopf 18.
Geißelzöpfe 20.
Gestalt der Bakterienzelle 6.
Glycogen 16, 28.
Gonidangien 42.
Gonidien 33, 40, 45.
Gonidien der Strahlenpilze 75.
Gramdauer 14.
Gramfärbung 14.
Granulose 28.
Größe der Bakterien 7.

Heubazillus 18 f., 34, 37.
Hillhousia mirabilis 54.
Hyaline Substanz 45.

Infektiöse Granula 43.
Intine 37.
Involutionsformen 42, 59.
— der Strahlenpilze 81.
Iogen 28.

Kapseln 11.
Keimung der Sporen 37.
Kernspiralen 24.
Kohlehydrate 28.
Kokken 6.
Kolben der Strahlenpilze 83.
Kommabazillen 40.
Kugelbakterien 6.

Leptothrix 5, 69.
Lepthotrix ochracea 17, 49.
Lophotriche Begeißelung 18.
Luftsporen der Strahlenpilze 77.

Macrocysten 45.
Metachromatische Körnchen 30.
Micrococcus 5.
— *gonorrhoeae* 6.
— *luteus* 9.
— *pyogenes* 9.
Microcysten 34.
Milzbrandbazillen 11, 13, 18, 34, 36.
Modderula 54.
Monotriche Begeißelung 18.
Mosaikkrankheit 9, 43.
Mutationen 60.
Mykobakterien 58, 71.

Nekrosebazillus 59.
Newskia ramosa 12.
Nocardia 69.

Oidiosporen 77.
Oidium 69.
— *lactis* 70.
Oospora 69.
Oscillaria 53.

Pasteuria ramosa 33.
Peritriche Begeißelung 18.
Phragmidiothrix multiseptata 41.
Planokokken 5.
Planosarcinen 5.
Plasmodesmen 15.
Plasmolyse 14, 20.
Plasmolysierbarkeit der Str. 75.
Pleomorphismus 1, 3, 59, 61.
Polare Begeißelung 18.
Purpurbakterien 55.

Reserveeiweiß 30.
Reservestoffe der Bakterien 27.
Reservestoffe der Strahlenpilze 83.
Rhodobacteriaceae 5.
Riechstoffe der Strahlenpilze 83.
Riesenzellen 42.

Sarcina 5, 7.
Säurefestigkeit der Bakterien 14.
— der Strahlenpilze 74.
Schleimbildung 11.
Schleimgeißeln 19.
Schwärmsporen 40.
Schwefelbakterien 52.
Sexualität der Bakterien 47.
— der Strahlenpilze 81.
Siderocapsa 51.
Spirillen 5, 6, 8.
Spirillum rubrum 9, 56.
— *volutans* 9, 24.
Spirophyllum ferrugineum 50.
Sporen 47.
Sporenkeimung 37.
Staphylococcen 7.
Strahlenpilzdrusen 82.
Streptobazillus 7.
Streptococcen 5—7, 13.
Streptococcus mesenteroides 11 f.
Streptothrix Foersteri 69.
Symplasma 9, 13, 43.
System der Bakterien 2.

Teratologische Wuchsformen der Bakterien 59.
Thiobacteriaceae 5.
Thiophysa volutans 24, 54.
Thiorhodobacteriaceae 5, 56.
Thiospirillum jenense 56.
Thiothrix 5, 9, 41, 53, 54.

Urzeugung 6.

Vakuolen, 16.
Variabilität 59.
Verzweigung der Strahlenpilze 73.
Vibrio 5, 6.
— *cholerae* 9, 10, 39.
— *parvus* 9.
Vierhyphensporen der Strahlenpilze 80.
Volutin der Bakterien 30.
— der Strahlenpilze 75.

Xerosebazillus 52.

Zellkern der Bakterien 20.
— der Strahlenpilze 76.
Zellmembran der Bakterien 9.
— der Strahlenpilze 75.
Zellteilung 32.
Zellverbände 7.
Zentralkörper 21, 27.
Zoogloea 11 f., 44.

Handbuch der Pflanzenanatomie

unter Mitwirkung zahlreicher Fachmänner herausgegeben von

K. Linsbauer †

o. Professor an der Universität Graz

fortgeführt von

G. Tischler
o. Professor an der Universität Kiel

und

A. Pascher
o. Professor an der Deutschen Universität Prag

II. Abteilung

Handbuch der Pflanzenanatomie Lieferung 32
LOTHAR GEITLER, Schizophyzeen

Druckfehlerverzeichnis

S. 20, letzte Zeile des Textes der Abb. 11: lies a—c statt a, c

S. 27, vorletzte und letzte Zeile des Textes der Abb. 15: lies a, b statt a, und c statt b

S. 65, Z. 4, lies NOVÁCEK statt NOVACEK

S. 71, Z. 9 v. u. lies Assimilaten statt Assimilation

Anmerk. 1, S. 126 muß richtig lauten: Die **vier** Verzeichnisse fallen nicht zu Lasten des Verfassers

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Koester Ufer 17
1936

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) G. m. b. H. in Neuruppin
Printed in Germany

Vorwort

Die vorliegende Bearbeitung ist betont anatomischer Natur. Rein systematisch-morphologisch-phylogenetische Probleme werden nicht behandelt. So fehlt daher auch die Verarbeitung der rein floristischen Literatur. Dagegen werden manche physiologisch-ökologische Themen mitberücksichtigt, wie dies im Sinne der modernen physiologischen Pflanzenanatomie liegt.

Auf manchen Teilgebieten war die Vornahme neuer Untersuchungen notwendig; sie wurden zum größten Teil an der Biologischen Station in Lunz (Nied.-Österreich) angestellt. Die beigegebenen Originalabbildungen sind — auch in den Fällen, wo es sich nur um Umrißzeichnungen handelt — genau und unschematisiert. Herrn Prof. A. Pascher, Prag, spreche ich meinen Dank für die Überlassung einiger Originalphotographien aus.

Der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft bin ich für die Überlassung einer optischen Ausrüstung zu großem Dank verpflichtet.

Dem Herrn Verleger danke ich für sein großzügiges Entgegenkommen, das der Ausstattung des Werkes zugute kam.

Das Manuskript wurde zu Weihnachten 1935 abgeschlossen.

Wien, im April 1936

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Allgemeine Übersicht . . . 1
B. Bau des Protoplasten . . . 2
I. Allgemeines . . . 2
II. Besondere Ausgestaltungen . . . 11
1. Vakuolisation . . . 11
2. Keritomie . . . 12
3. Gasvakuolenbildung . . . 14
4. Konkavzellen, Spaltkörper, Nekriden . . . 16
5. Gelegentlich auftretende Zelleinschlüsse . . . 17
C. Äußere Zellmorphologie . . . 17
I. Grundsätzliches; Geschichtliches . . . 17
II. Übersicht der Zelltypen . . . 18
III. Zellformen . . . 19
1. Allgemeines . . . 19
2. Involutionsformen . . . 22
3. Polarität der Zelle . . . 23
IV. Zellgröße . . . 25
V. Membranbau . . . 25
1. Allgemeines . . . 25
2. Wachstum . . . 32
3. Chemische Beschaffenheit . . . 34
4. Tüpfelbildungen und Plasmodesmen . . . 35
5. Kalk- und Eiseneinlagerung . . . 36
D. Formwechsel . . . 39
I. Teilung und Wachstum . . . 39
1. Zweiteilung . . . 39
2. Vielfachteilung . . . 45
3. Nannocyten . . . 46
4. Endosporen . . . 48
5. Exosporen . . . 53
6. Gonidien und Planokokken; Bewegung einzelliger Blaualgen . . . 56
II. Das Verhalten der Membran bei der Teilung . . . 57
III. Teilungsrichtung . . . 60
IV. Zellen besonderer Ausbildung . . . 64
1. Dauerzellen . . . 64
2. Hormocysten . . . 69
3. Heterocysten . . . 70
V. Hormogonien; Bewegung der Oscillatorien . . . 75
VI. Irrtümliche Angaben über Zoosporenbildung und sexuelle Fortpflanzung 80
E. Thallusaufbau . . . 81
I. Einzellige und koloniebildende Blaualgen . . . 81
II. Fadenförmige Blaualgen . . . 86
1. Allgemeines . . . 86
2. Fadenförmige Chamaesiphonalen . . . 86
3. Hormogonales . . . 92
a) Verzweigte Formen . . . 92
b) Scheinverzweigte Formen . . . 96
c) Unverzweigte Formen . . . 103
Anhang (Cyanellen) . . . 106

A. Allgemeine Übersicht

Die Blaualgen (Cyanophyceae oder Schizophyceae, Myxophyceae) unterscheiden sich von allen anderen Algen durch ihren Zellbau: der Protoplast weist keine Differenzierung in Cytoplasma und Kern auf. Ein ähnlicher Bau findet sich im gesamten Organismenreich nur bei den Bakterien, mit welchen die Blaualgen daher oft zu einem Pflanzenstamm (Schizophyta) vereinigt werden.

Innerhalb ihrer verhältnismäßig undifferenzierten Zellorganisation, die keine unmittelbaren phylogenetischen Beziehungen zu den anderen in Kern und Cytoplasma differenzierten Organismen erkennen läßt, zeigen die Blaualgen doch in allgemein morphologisch-anatomischer Hinsicht ähnliche Ausbildungsweisen und Entwicklungsreihen wie andere Algen. Von einzelligen Typen über in mannigfacher Weise Kolonien bildende Formen führt die Entwicklung zu relativ hoch organisierten Tallusbildungen mit Scheitelzellwachstum und durch Plasmodesmen hergestellter Plasmakontinuität. Die Vermehrung erfolgt meist durch Zweiteilung oder durch Vielzellbildung; daneben treten nur den Blaualgen eigentümliche Vermehrungsorgane auf (Exosporen, Hormogonien). Encystierungsstadien (Dauerzellen) sind wie bei anderen Protisten verbreitet.

In physiologischer Hinsicht ist der Besitz von Assimilationsfarbstoffen, vor allem Chlorophyll und dasselbe begleitenden Karotinoiden, daneben Phykozyanen und Phykoërythrinen bezeichnend. Doch sind die Farbstoffe nicht an distinkte Farbstoffträger (Chromatophoren) gebunden, sondern diffus im Protoplasma verteilt. Das erste sichtbare Assimilationsprodukt ist Glykogen, das an Eiweißkörper gebunden wird (Glykoproteide), nicht, wie bei anderen autotrophen Pflanzen, Stärke oder Öl.

Heterotrophe ungefärbte Formen sind nicht sicher bekannt. Von manchen Autoren werden die Trichobakterien als apochlorotische Blaualgen angesehen, doch sind die cytologischen und morphologischen Argumente nicht beweisend. Im Darm verschiedener Tiere und in der Mundhöhle des Menschen leben bakterienähnliche Typen (*Oscillospira*, *Anabaeniolum* u. a.), die ebenfalls als farblose Blaualgen angesehen wurden (Langeron, Nadson und Krassilnikow, Delaporte); sie zeigen jedoch wesentliche Unterschiede, so endogene Cystenbildung nach Art der Bakterien, wie sie bei Blaualgen niemals vorkommt. Unter den Bakterien dürften nur die gelbgrün gefärbten „Chlorobakterien" nähere Beziehungen zu den Blaualgen aufweisen (Pascher).

Ein wesentliches Merkmal der Blaualgen ist das Fehlen begeißelter, monadoider Entwicklungszustände (Zoosporen). Es fehlt ferner jede Art sexueller Fortpflanzung, was sich aus dem Fehlen von Kern bzw. von Chromosomen ergibt. Bezeichnend ist schließlich die im allgemeinen

geringe Zellgröße; der Durchmesser kugeliger Zellen beträgt meist 2—6 μ; aber auch Größen von 0,5—1 μ sind keine Seltenheit. Die größten Zellen kommen bei *Dermocarpa*-Arten vor, deren Sporangien bis 40 μ breit und 120 μ hoch werden.

Im ganzen erscheinen die Blaualgen als die phylogenetisch ursprünglichste, d. h. undifferenzierteste Algengruppe, die wir kennen. Sie haben, wie jedenfalls auch die Bakterien, die Organisationshöhe des Zellbaues der Flagellaten und aller anderen aus ihnen entstandenen Pflanzen (und Tiere) nicht erreicht.

B. Bau des Protoplasten

I. Allgemeines

Der Zellbau der Blaualgen ist seit langem Gegenstand eingehender Untersuchungen und ausführlicher Erörterungen. Die wesentliche Frage ist, in welcher Weise die Blaualgenzelle mit der Zellorganisation der übrigen Lebewesen vergleichbar ist. Die Frage wird oft kurz, aber mißverständlich, so gefaßt: ist ein Zellkern vorhanden oder sind die Blaualgen „kernlose" Organismen? Dieser Fassung liegt die ungenaue Vorstellung zugrunde, daß für eine typische Zelle das Vorhandensein eines Kerns allein wesentlich ist. Das Wesen jener Organisation, die im übrigen Pflanzen- und Tierreich durchgeführt ist, besteht aber darin, daß das Protoplasma in zwei bestimmte Teile, in Cytoplasma und Kern, differenziert ist. Beide Teile sind wieder in bestimmter Weise weiter gegliedert: Das Cytoplasma enthält Chondriosomen, bei autotrophen Pflanzen Plastiden u. a. m., im Kern entstehen bei der Teilung unter Spindelbildung längsgespaltene Chromosomen usw. Die Frage muß also lauten: welche Ähnlichkeit besteht zwischen dem Zellbau der Blaualgen und dieser Organisation?

Im Besonderen ist festzustellen, daß seit den Fortschritten auf dem Gebiet der Kerncytologie kein Platz mehr bleibt für die Vorstellung irgend eines beliebigen, gedanklich konstruierten Typus von „Kern"; der Begriff „Zellkern" hat vielmehr einen ganz bestimmten Inhalt erhalten: ein Zellkern ist im wesentlichen eine Ansammlung von Chromosomen, mögen die Chromosomen auch im Vergleich zu ihrer Ausbildung während der Mitose noch so verändert aussehen, also als Chromonemata, als Chromozentren oder achromatisch erscheinen[1]).

Bereits im ersten Abschnitt wurde angedeutet, daß die Blaualgenzelle eine ihr eigentümliche, mit der Kern-Cytoplasma-Organisation nicht unmittelbar vergleichbare Organisation besitzt, was sich besonders eindrucksvoll, aber nicht ausschließlich in dem Fehlen eines Zellkerns (im oben definierten Sinn) kundgibt. Daß diese Auffassung nicht ganz allgemein durchgedrungen ist, obwohl die meisten Untersucher ihr mehr oder weniger zuneigten, liegt an den von Zeit zu Zeit auftauchenden gegenteiligen Angaben oder Formulierungen von Beobachtern, die sich die oben gegebene Begriffsbildung nicht zu eigen gemacht haben.

---

[1]) Ohne Chromosomenbildung sich teilende Kerne (in ausgedienten Geweben, Makronuklei der Infusorien) gehen ontogenetisch immer auf Chromosomenkerne zurück.

Der Schilderung des Blaualgenprotoplasten sei eine kurze historische Übersicht vorangestellt, die zeigen kann, wieviele Untersucher sich um eine Klärung dieses allgemein biologisch wichtigen Problems bemüht haben[1]).

Die ältesten Veröffentlichungen von SCHMITZ (1879), SCHAARSCHMIDT (1881), WILLE (1883), HANSGIRG (1885), BORNET und FLAHAULT (1886), SCOTT (1887), BORZI (1887), DANGEARD (1892) enthalten teils Angaben über das Fehlen, teils über das Vorhandensein eines Zellkerns; sie haben kaum mehr als historisches Interesse. Mit besseren Mitteln und auf breiterer Grundlage arbeiteten die meisten späteren Untersucher, welche die verschiedenen Protoplasmabezirke der Blaualgenzelle genauer, wenn auch nicht ohne Widersprüche untereinander, beschrieben. An erster Stelle ist BÜTSCHLI zu nennen (1890, 1896, 1898, 1902), der die brauchbare Unterlage für die heute als richtig erkannte Auffassung geschaffen hat, daß der Blaualgenprotoplast nicht in Kern und Cytoplasma differenziert ist. Diese Ansicht wurde dann mit verschieden schwerwiegenden Beweisgründen und bald in strenger Form, bald in der Fassung, daß ein bestimmter Teil des Protoplasten (der zentrale) als „Kernäquivalent", „Chromidialapparat" aufzufassen sei, von N. H. BROWN, CHODAT, CHODAT und MALINESCO, DEHORNE, ERNST, GARDNER, GEITLER, GONCALVES DA CUNHA, HAUPT, MACCALLUM, MARX, MOREAU, A. MEYER, MOCKERIDGE, MASSART, NADSON, NĚMEC, PALLA, PRÁT, WAGNER, ZACHARIAS und besonders überzeugend von FISCHER, BAUMGÄRTEL und GUILLIERMOND vertreten. POLJANSKY und PETRUSCHEWSKY verwerteten moderne cytologische Untersuchungsmethoden (Nuklealreaktion) in gleicher Richtung. BENTLEY, PHILLIPS, OLIVE und besonders HEGLER und KOHL meinten dagegen, Kerne und Chromosomen nachgewiesen zu haben. Hauptsächlich FISCHER widerlegte diese Mißdeutungen in erschöpfender Weise: die „Chromosomen" erwiesen sich als unbelebte Zelleinschlüsse (Assimilate). Miss ACTON versuchte innerhalb der Blaualgen eine phylogenetische Reihe von einem „primitiven" Kern bis zu einem „echten" Kern nachzuweisen; für die Unzulänglichkeit der Untersuchung legt unter anderem der Umstand Zeugnis ab, daß die Verfasserin die Dinophycee *Gloeodinium montanum*, die naturgemäß einen Kern besitzt, als Blaualge („*Chroococcus macrococcus*") untersuchte. Neuerdings vertritt HOLLANDE (1932, 1933 und HOLLANDE und HOLLANDE 1932) in neuer Fassung, wenn auch nicht ganz dezidiert, die Meinung, daß die Blaualgen kernführende Organismen sind (nach seiner Ansicht auch die Bakterien), indem er glaubt, in den Zellen mehrere kleine kernartige Gebilde, die er Nukleosomen nennt, beobachtet zu haben; sie sollen sich unter einfacher „amitotischer" Durchschnürung teilen. Bereits die Bilder, welche diese Körper in Zellen des gleichen Objekts in sehr verschiedener Größe und Zahl darstellen (Abb. 2 *c*, *d*), machen die Deutung unwahrscheinlich; eigens widerlegt haben HOLLANDE neuerdings GUILLIERMOND und GAVAUDAN.

Neben der Zellkernfrage war die Frage nach der Beschaffenheit des Assimilationsapparates von Wichtigkeit. Die überwiegende Mehrheit der Untersucher erkannte, daß kein differenzierter Chromatophor nach

[1]) Eine ausführliche Besprechung der ältesten Literatur findet man bei NADSON (1895), der neueren bei BAUMGÄRTEL und POLJANSKY und PETRUSCHEWSKY.

Art der anderen Algen vorhanden ist. Nur HIERONYMUS, HEGLER und KOHL meinten winzige Körnchen als Chromatophoren ansehen zu können. DEINEGA, PALLA, FISCHER, PHILLIPS und OLIVE bezeichnen den von Farbstoff durchtränkten Teil des Protoplasten als „Chromatophor"; dies ist insofern irreführend, als dieser Teil nur physiologisch, nicht morphologisch mit einem echten Chromatophor vergleichbar ist.

Unter Verwertung der kritischesten Beobachtungen läßt sich zurzeit folgendes Bild vom Bau des Blaualgenprotoplasten entwerfen.

Bereits bei Lebendbeobachtung erkennt man in gesunden vegetativen Zellen ein dichtes, anscheinend stark viskoses oder geliges Protoplasma, das keine Zellsafträume besitzt. Unmittelbar auffallend ist das Fehlen von Protoplasmaströmungen im engeren Sinn – Verlagerungen von Protoplasma bei der Zellteilung kommen naturgemäß vor — und von

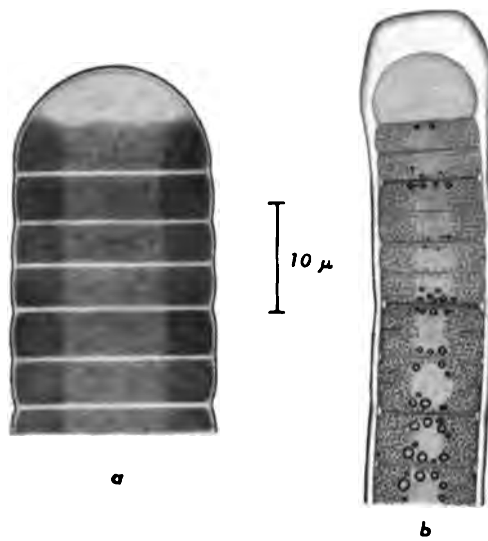


Abb. 1. Ausbildung des Chromatoplasmas in Zellfäden. *a* frisch entstandenes Fadenende von *Oscillatoria sancta*. Das Chromatoplasma ist ringförmig ausgebildet und fehlt an den Querwänden: man sieht rechts und links die (dunklen) optischen Querschnitte, das Centroplasma erscheint heller gefärbt; wie man an dem mittleren vorgewölbten Teil der Endzelle sieht, ist es in Wirklichkeit farblos. — *b* Fadenende von *Tolypothrix cucullata* mit gallertiger Membranscheide. Die Scheitelzelle ist heller und gleichmäßig gelblich gefärbt (Karotine!), die älteren Zellen blaugrün mit dickem Chromatoplasma an den Längswänden, dünnem an den Querwänden; das Chromatoplasma ist — im Gegensatz zur homogenen Ausbildung in Fig. *a* — gleichmäßig körnig (die Struktur wurde aus reproduktionstechnischen Gründen etwas übertrieben deutlich dargestellt); an den Querwänden liegen Cyanophycinkörnchen, deren Zahl und Größe mit dem Abstand von der Fadenspitze wächst. Nach dem Leben; Orig.

BROWNscher Molekularbewegung. Plasmolyse erfolgt unter unvollständigem Abheben des Protoplasten von der Membran ohne völlige Abrundung (BORZI 1887, BRAND 1903, PRÁT 1925); in manchen Fällen ist ein Abheben überhaupt nicht erzielbar. Eigenartig ist das von BRAND beschriebene Verhalten gegenüber konzentriertem Glyzerin: es tritt „Glyzerinsättigung" ein, d. h. die Zellen ersetzen nach vorübergehender Plasmolyse ihr Zellwasser durch Glyzerin. BRAND gibt an, daß die Zellen lebend bleiben und bei Rückversetzung in Wasser ihre normalen Lebensäußerungen wieder aufnehmen. DANGEARD (1933) beschrieb vakuolenartige Gebilde, die sich mit Vitalfarbstoffen färben lassen und die er für vergleichbar mit dem Vakuom anderer Pflanzen hält; es scheint aber nach der kurzen Mitteilung, daß die Ähnlichkeiten mehr äußerlicher Natur sind. Typische Zellsafträume, wie sie in ausgewachsenen Pflanzenzellen sonst auftreten, fehlen den Blaualgen, wie auch aus dem Plasmolyse-

verhalten folgt (abgesehen von speziell ausgebildeten Zellen; vgl. Abschnitt II, 1, 2). Das Gebiet der Protoplasmamechanik der Blaualgen ist im übrigen noch fast unbearbeitet.

Der so eigenartig sich verhaltende Protoplast zeigt allgemein, wenn auch verschieden deutlich, eine Differenzierung in eine stärker gefärbte Rindenschichte, das Chromatoplasma und in einen schwächer gefärbt erscheinenden inneren Teil, das Centroplasma (Abb. 2). Das Chromatoplasma besitzt eine mehr homogene Beschaffenheit, während das Centroplasma deutlichen Wabenbau zeigt. Die Teile unterscheiden sich außerdem

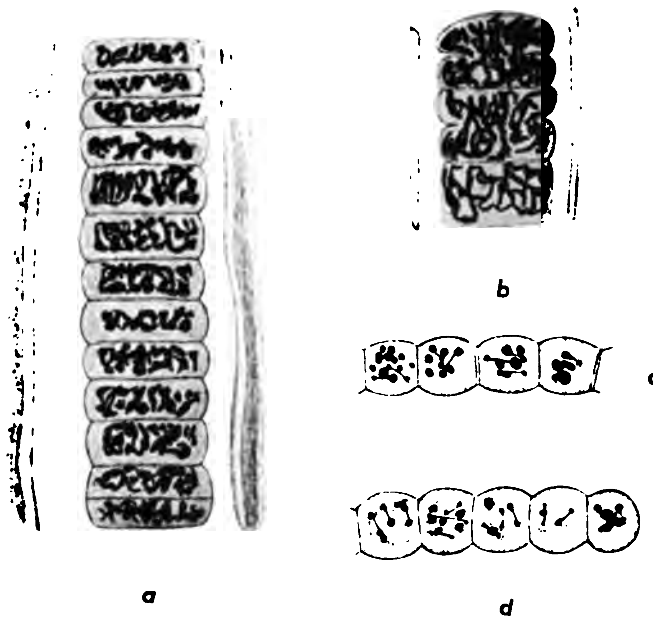


Abb. 2. *a, b* Zellfäden von *Scytonema* sp., künstlich gefärbt, um den Chromidialapparat im Centroplasma zu zeigen (der Chromidialapparat erscheint wahrscheinlich infolge Überfärbung und Mitfärbung ergastischer Zelleinschlüsse — Anabänin — zu dick); in *b* zwei Zellen in Teilung. — *c, d* Zellfaden von *Nostoc verrucosum*, künstlich gefärbt; in den Zellen sich teilende „Nukleosomen" nach der Auffassung Hollandes. — *a, b* nach Guilliermond, *c, d* nach Hollande.

durch verschiedenartige Einschlüsse: das Chromatoplasma enthält „Cyanophycinkörner", das Centroplasma den — im Leben nicht erkennbaren — Chromidialapparat, ferner Glykoproteidkörper und Volutinkörner (vgl. weiter unten).

Das Chromatoplasma ist nach der Annahme fast aller Autoren der alleinige Träger der Assimilationsfarbstoffe; das Centroplasma wäre also völlig ungefärbt. Tatsächlich erscheint allerdings auch das Centroplasma gefärbt; doch kann dies optisch bedingt sein, da das Centroplasma nicht isoliert, sondern umgeben von Chromatoplasma zur Beobachtung kommt: so durchsetzen in einer kugeligen Zelle, deren Chromatoplasma hohlkugelig ist, die Lichtstrahlen, welche das Centroplasma abbilden, auch die vom Beschauer ab- und die ihm zugekehrte Seite des

Chromatoplasmas. Entsprechend diesen optischen Verhältnissen sollte das Centroplasma, wenn es farblos ist, zumindest schwächer gefärbt als der optische Querschnitt des Chromatoplasmas erscheinen. Dies ist zwar oft der Fall; manchmal ist dagegen kaum ein Unterschied wahrzunehmen. So erscheinen die Zellen von *Chroococcus turgidus* fast immer intensiv einheitlich gefärbt. Chodat (1894) nimmt für diese Art an, daß auch das Centroplasma gefärbt ist. Tatsächlich läßt sich an Zellen, die durch Druck zum Zerplatzen gebracht wurden, erkennen, daß das hervorquellende Centroplasma gefärbt ist. Das bisher herrschende Dogma von der ausschließlichen Lokalisation der Assimilationsfarbstoffe im Chromatoplasma muß daher, wenigstens für manche Objekte, fallen gelassen werden. Andererseits scheinen Fischers Untersuchungen mit

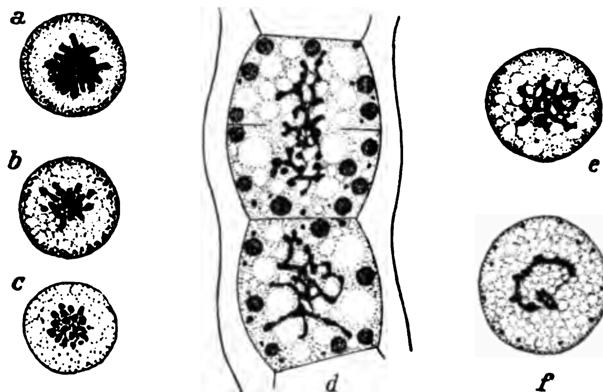


Abb. 3. Bau des Protoplasten nach A. Fischer (*a*—*c*) und Haupt (*d*—*f*); künstlich gefärbte Zellen von *Oscillatoria tenuis* (*a*—*c*) in verschiedenen Graden der Färbung, von *Anabaena circinalis* (*d*), *Rivularia pisum* (*e*), *Gloeocapsa aeruginosa* (*f*): zentral der Chromidialapparat, peripher Cyanophycinkörnchen; die obere Zelle in *d* in Teilung. Umgezeichnet nach Fischer (*a*—*c*) und Haupt (*d*—*f*).

Hilfe von heißer Flußsäure, welche nur chlorophyllführende Plasmabezirke konserviert, andere aber zerstört, zu zeigen, daß bei den von ihm untersuchten Arten des Centroplasma farbstofffrei ist, da es im Gegensatz zum Chromatoplasma restlos aufgelöst wurde.

Das Chromatoplasma ist in einzeln lebenden Zellen allseitig gleichmäßig entwickelt, also in kugeligen Zellen hohlkugelig (Abb. 27), in länglichen entsprechend der Zellform gestaltet (Abb. 28). In den Zellen von Fäden tritt es meist an den freiliegenden Längswänden in stärkerer Ausbildung als an den Querwänden auf (Abb. 1 *b*); nach Fischer fehlt es in manchen zylindrischen Zellen entlang der jungen Querwände überhaupt: es stellt dann einen an den Enden offenen Hohlzylinder dar. Bei manchen Arten scheint es auch in ausgewachsenen Fadenzellen in der Mitte der Querwand zu fehlen (Abb. 1 *a*).

Gegen das Centroplasma erscheint das Chromatoplasma meist unscharf abgegrenzt. Eine schärfere Grenze zeigt sich dann, wenn das Centroplasma mit stark lichtbrechenden (farblosen) Stoffwechselprodukten erfüllt und das Chromatoplasma intensiv gefärbt ist (Abb. 5 *b*, *c*); in solchen Fällen kann das Chromatoplasma von einem ungeübten Beobachter mit einem echten Algenchromatophor verwechselt werden.

Der Feinbau des Chromatoplasmas und die Art, wie in ihm die Farbstoffe lokalisiert sind, ist umstritten. In der Regel erscheint das Chromatoplasma gleichmäßig feinkörnig, seltener — anscheinend unter allgemein ungünstigen Lebensbedingungen — grobkörnig, manchmal auch praktisch homogen (Abb. 1). Wieweit eine Ähnlichkeit mit dem Stromabau echter Chromatophoren vorhanden ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Die Farbstoffe, welche das Chromatoplasma anscheinend diffus oder vielleicht als Suspension winziger Tröpfchen durchtränken (WAGER 1903),

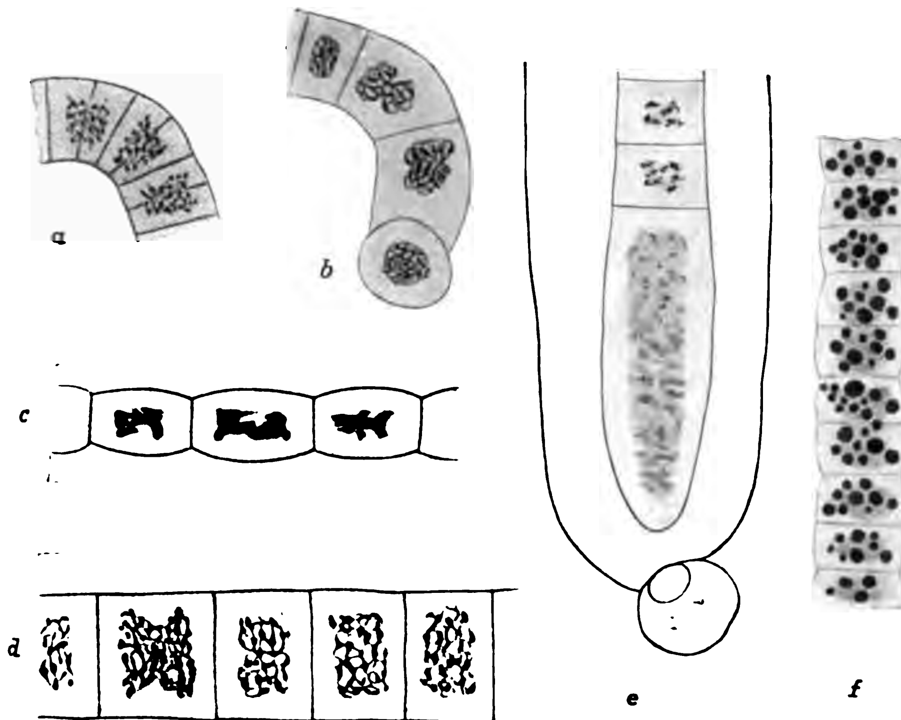


Abb. 4. *a—e* Chromidialapparate von *Spirulina Jenneri* (*a, b*), *Tolypothrix tenuis* (*c*), *Gloeotrichia intermedia* (*d, e*); *f* „Metachromatinkörper" (Volutin) in den Zellen von *Oscillatoria tenuis* (der Chromidialapparat nicht gefärbt). In *e* sind oben zwei vegetative Zellen sichtbar, unten anschließend eine junge Dauerzelle, an der Basis eine Heterocyste. Künstlich gefärbt; nach POLJANSKY und PETRUSCHEWSKY.

sind Chlorophyll, die dasselbe wie üblich begleitenden Karotinoide, und die blauen, violetten oder karminroten als Phykozyane und Phykoërythrine zusammengefaßten wasserlöslichen Eiweißkörper, die auch bei Rotalgen und wahrscheinlich bei Cryptomonaden und manchen Dinoflagellaten vorhanden sind.

WILLE (1922) fand in *Phormidium persicinum* ein Phykoërythrin, das weitgehend mit dem bei *Rhodymenia palmata* (einer Rotalge) gefundenen übereinstimmt, TEODORESCO eines in *Nostoc commune* (Angaben

über Chemismus, Absorptionsspektra usw. bei BORESCH, DANILOW, KYLIN, THE SVEDBERG und KATSURAI). Je nach dem Mengenverhältnis, in dem die Farbstoffe auftreten, besitzen die Zellen verschiedene Farbentöne (blaugrün — „spangrün" —, violett, karminrot, rosa, schmutzig braun oder schmutzig grün; nie rein chlorophyllgrün!). Auffallend gelbgrün sind einige Arten H_2S-reicher Standorte gefärbt[1]). Die gleiche Färbung besitzen Chlorobakterien, die nach PASCHER wahrscheinlich Blaualgen sind.

Allgemein scheint sich bei Nahrungsmangel (Fehlen von N- und P-Salzen, Eisen) Gelbfärbung unter Ausbleichen der Assimilationsfarbstoffe und Zurückbleiben der Karotinoide einzustellen („Chlorose") (BORESCH, MAGNUS und SCHINDLER). Auch für die Scheitelzellen anatomisch höher differenzierter Arten ist die blasse Karotinfärbung bezeichnend; erst die älteren Zellen „ergrünen" (Abb. 1 *b*, 90). Die durch Phykozyane und Phykoërythrine bedingten Farbentöne sind zum Teil arteigentümlich: es gibt Arten, die neben Chlorophyll (und Karotin) nur Phykozan bilden (z. B. *Oscillatoria tenuis*, *formosa*), andere, die nur Phykoërythrin bilden (z. B. *Oscillatoria cortiana*, *Phormidium luridum*) und solche, die beide Farbstoffe bilden können (z. B. *Oscillatoria sancta*, *Phormidium favosum*). Zum Teil hängt die Bildung bestimmter Farbstoffe von Außenbedingungen, vor allem von der Lichtfarbe und Lichtstärke, aber auch von Ernährungsverhältnissen ab. Eine besondere Berühmtheit haben jene Arten erhalten, welche das Vermögen besitzen, die zum dargebotenen Licht komplementäre Farbe anzunehmen, also komplementäre chromatische Adaptation zeigen (BORESCH, ENGELMANN, GAIDUKOW, HARDER, MONTFORT, SARGENT, SUSSKI).

Das Chromatoplasma enthält als erstes nachweisbares Assimilationsprodukt Glykogen. Es ist morphologisch nicht auffallend, läßt sich aber mit FISCHERS Tannin-Safranin-Methode auffinden.

Im Chromatoplasma, oder nach der Auffassung BAUMGÄRTELS eigentlich an der Oberfläche des Centroplasmas können stark lichtbrechende, oft eckig-kristalloid aussehende, aber nicht doppelbrechende Körper auftreten, die sog. Cyanophycinkörnchen (BORZI) (= Ektoplasten BAUMGÄRTELS)[2]). Nach CHODAT (1894) sind Cyanophycinkörner bei *Chroococcus turgidus* nicht ausschließlich im Chromatoplasma, sondern auch im Centroplasma vorhanden; ebenso scheint sich *Synechococcus maior* zu verhalten.

Die Körnchen sind nicht teilungsfähig, werden je nach den Stoffwechselverhältnissen in der Zelle auf- und abgebaut und bei der Zellteilung passiv aufgeteilt bzw. nach der Teilung neugebildet (Abb. 1 *b*, 90, 91 u. a.). In Fadenzellen treten sie oft nur oder vorwiegend an den Querwänden auf (z. B. Abb. 7 *g*, 9 *e*, 16 *e*), in langgestreckten Einzelzellen in der Einzahl an den Polen (Abb. 34), in den polarisierten Sporangien von *Chamaesiphon* an der Basis (Abb. 70 *a*—*d*). Sie bestehen

---

[1]) Zwei dieser Arten, *Oscillatoria coerulecens* und O. *minima*, zeigen bei Betrachtung in einem Neigungswinkel von 60—70° im auffallenden Licht einen deutlichen „Blauglanz", der als Kombination der Wirkung trüber Medien (Plasma) und der Gitterwirkung der Zellwände aufzufassen ist (GICKLHORN).

[2]) Der Name „Ektoplasten" ist fallen zu lassen, da in der allgemeinen Cytologie als Plasten teilungsfähige cytoplasmatische Körper, die nur aus ihresgleichen entstehen, bezeichnet werden.

wohl hauptsächlich aus Proteinen und dürften Reservestoffe darstellen, was sich unter anderem aus ihrer reichlichen Bildung in Dauerzellen ergibt. Von anderen Granulationen der Zelle sind sie durch ihre leichte Löslichkeit in verdünnten Säuren und Basen und durch ihre Färbbarkeit mit Karmin unterscheidbar.

Das Centroplasma enthält den nach Färbung mit Kernfarbstoffen deutlich sichtbar werdenden Chromidialapparat. Nicht alles, was sich „chromatisch" anfärbt, gehört jedoch zum Chromidialapparat. So treten im Centroplasma oft kleine bis große, auch im Leben auffallende Kugeln auf, die sich z. B. mit Hämatoxylin färben, die sog. Metachromatinkörper GUILLIERMONDS, die wohl hauptsächlich aus Volutin bestehen (Abb. 4 *f*, 7 *h*) (= „rote Körner" BÜTSCHLIS, Zentralkörner KOHLS, Chromatinkörner NADSONS, α-granules GARDNERS, zum Teil Epiplasten BAUMGÄRTELS[1])). Sie sind gegenüber Säuren und Basen widerstands-

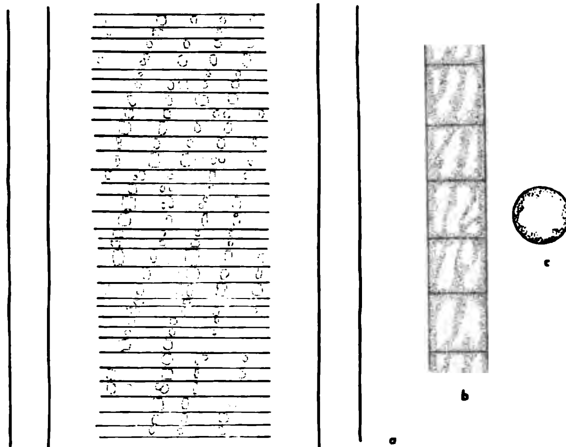


Abb. 5. Spiralbau von Protoplasten. *a* Fadenstück von *Plectonema Wollei*, rechts und links die Membranscheide im Längsschnitt, in der Mitte Oberflächenbild der kurzscheibenförmigen Zellen bei Einstellung auf das Chromatoplasma, das Vakuolen enthält, die auf Schraubenlinien liegen. — *b, c Oscillatoria* sp.; *b* Zellfaden im Leben bei Einstellung auf das Chromatoplasma (punktiert); *c* im Querschnitt: der Zentralkörper besitzt schraubig verlaufende Längsleisten. — *a* Formolmaterial, nach GEITLER und RUTTNER, *b, c* nach GEITLER.

fähiger als die Cyanophycinkörner. Bei Einwirkung bestimmter Reagentien verquillt ihr innerer Teil, wodurch sog. „Ringkörper" entstehen. Ihre Rolle im Leben der Zelle ist noch unklar; sie treten nur während bestimmter physiologischer Zustände, vor allem in Zellen alter, erschöpfter Kulturen auf.

Die Grundstruktur des Centroplasmas ist nach den übereinstimmenden Beobachtungen fast aller Untersucher wabenförmig. In den Wabenräumen liegen zähflüssige bis festgallertige Ballen, die BAUMGÄRTEL „Endoplasten" genannt hat[2]). Wenn sie dicht liegen, so schließen sie zu einem ± kompakten Klumpen zusammen, dem sogenannten „Zentralkörper" der älteren Autoren, der besonders bei Vitalfärbung mit Methylenblau auffallend wird. Nach BAUMGÄRTEL bestehen die „Endoplasten" aus Glykoproteiden; jedenfalls befindet sich, auch nach der Annahme anderer Untersucher, in diesem Teil des Centroplasmas irgendwie gebundenes Glykogen. Vermutlich identisch mit den Endoplasten sind die

[1]) Die Bezeichnung „Epiplasten" ist aus dem gleichen Grund wie im Fall der „Ektoplasten" aufzugeben.

[2]) Der Ausdruck „Plasten" ist auch hier nicht zutreffend.

von FISCHER bei *Anabaena*, *Oscillatoria* u. a. beschriebenen „Anabäninkörper". Das Anabänin ist nach FISCHER ein Kohlehydrat, das durch ein Enzym, die Anabänase, in Zucker umgewandelt werden soll. Die Gestalt der „Endoplasten" ist bald mehr kugelig, bald länglich; dadurch, sowie durch ihre verschiedene Konsistenz, Größe und Zahl kann der Zentralkörper ein sehr verschiedenes Aussehen aufweisen. Oft besitzt er ins Chromatoplasma hineinreichende Leisten und Vorsprünge, die ihm ein sternförmiges Aussehen verleihen können. Manchmal zeigt sich dabei eine bestimmte spiralige Organisation des Protoplasten, indem die Leisten nicht parallel zur Längsachse der Zelle bzw. des Fadens, sondern geneigt auf einer Schraubenlinie liegen (Abb. 5 *b*, *c*). Diese schraubige Organisation mancher Arten läßt sich auch an gelegentlich im Chromatoplasma auftretenden Vakuolenreihen ablesen (Abb. 5 *a*).

In den Wabenwänden des Centroplasmas ist jene Substanz eingebettet, die hauptsächlich auf Grund der Untersuchungen von POLJANSKY und PETRUSCHEWSKY als chromatische Substanz bezeichnet werden kann, da sie weitgehende Übereinstimmung mit dem Chromatin anderer Organismen zeigt (positive Nuklealreaktion). Diese Substanz erscheint bald als Netz, bald in Körnchen oder Stäbchen aufgelöst (Abb. 2 bis 4). Das Aussehen ist zumindest zum Teil durch Fixierung und Färbung beeinflußt. Wieweit veränderte Außenbedingungen einen Ab- oder Aufbau bewirken können, ist noch unbekannt; in den Dauerzellen wird die chromatische Substanz weniger distinkt und „diffuser", ebenso in den Heterocysten (Abb. 4 *f*). Als kurze morphologische Bezeichnung hat sich der Ausdruck Chromidialapparat (GUILLIERMOND) eingebürgert.

Für die theoretische Deutung des geschilderten Baus der Blaualgenzelle scheinen folgende Gesichtspunkte wesentlich: Da der Begriff „Chromatin" ein vorwiegend morphologischer ist, lassen sich zwingende Schlüsse auf die Möglichkeit einer Homologisierung von chromatischer Substanz mit bestimmten Zellkernkomponenten nicht ziehen. Auch der positive Ausfall der FEULGENschen Nuklealreaktion kann nicht höher als ein Indizium gewertet werden. Es ist jedenfalls klar, daß das Centroplasma eine verhältnismäßig wenig differenzierte Bildung ist. Man hat dem Umstand, daß in ihm gewissermaßen potentiell Kernkomponenten enthalten sind und daß es chromatische oder chromatinähnliche Substanzen enthält, dadurch Rechnung tragen wollen, daß man es als „offenen Zellkern" bezeichnet hat (BAUMGÄRTEL). Durch diese Erweiterung des im übrigen scharf umschriebenen Begriffs „Zellkern" ist aber nichts gewonnen. Es genügt festzuhalten, daß das Centroplasma Kernäquivalente enthält und daß in ihm eine dem Chromatin des Zellkerns nahestehende Substanz auftritt, daß aber grundsätzliche morphologische Unterschiede zwischen dem Centroplasma und einem Zellkern bestehen.

Diese Auffassung steht im Einklang mit dem Verlauf der Zellteilung. Sie beginnt mit einer ringförmigen Einschnürung des Protoplasmas, die zunächst das Chromatoplasma ergreift. Die Ringfurche schneidet dann zentripetal vorrückend das Centroplasma durch, wobei — wenigstens bei nicht fadenförmigen Typen — entlang der Furche neues Chromatoplasma entsteht (Abb. 27, 28). Der Zentralkörper samt Chromidialapparat wird dabei scheinbar passiv durchschnürt; in Wirklichkeit zerteilt er sich aber wohl autonom, wenn auch gleichzeitig

mit der Furchenbildung (Abb. 2 *a*, *b*, 3 *d*, 4). Metachromatinkörper und Cynophycinkörner gelangen passiv in die Tochterzellen. Kontinuierliche Lebendbeobachtungen, die den Teilungsablauf in mancher Hinsicht besser als das Studium fixierter Präparate klären könnten, fehlen noch. Jedenfalls aber ist es klar, daß die Teilung des Blaualgenprotoplasten ganz andersartig als eine Mitose mit Spindel- und Chromosomenbildung verläuft.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Beobachtungstatsachen ausreichen, um die Auffassung von der vergleichsweise primitiven Organisation der Blaualgenzelle zu stützen. Trotz aller Bemühungen sind aber die Erkenntnisse noch hauptsächlich negativer Natur. Über die Rolle, welche die einzelnen Teile im Leben der Zelle spielen, bestehen nur Vermutungen. PRÁT (1925) hat den richtigen Gedanken ausgesprochen, daß außer der Untersuchung wahllos gesammelten Materials cytologische Beobachtungen an Zellen, die planmäßig unter verschiedene Bedingungen gebracht wurden, für ein tieferes Verständnis nötig sind. Sowohl PRÁTS Bemühungen wie auch einzelne Angaben älterer Autoren (ZACHARIAS 1890, 1904, MASSART 1901) lassen bereits erkennen, daß das verschiedene und verwirrende Aussehen, das die Bilder verschiedener Autoren bieten, sich zum Teil daraus erklärt, daß das Centroplasma mit seinen Einlagerungen beim gleichen Objekt stark veränderlich ist, da hier Kondensation und Stapelung von Assimilaten vor sich geht. Auch in dieser Hinsicht ist das Centroplasma nicht mit einem Zellkern zu vergleichen, sondern eine undifferenziertere Bildung, die außer der Kernfunktion noch trophische, bei anderen Organismen dem Cytoplasma zukommende Funktionen ausübt.

Von einem höheren Standpunkt aus betrachtet steht die cytologische Erforschung der Blaualgenzelle erst am Anfang. Das bisher Geleistete ist im Vergleich zu dem auf anderen Gebieten Erreichtem eigentlich nur Vorarbeit. Im wesentlichen wurde das Vorhandensein einer abweichenden Organisation festgestellt; sie zu verstehen, bleibt die weitere Aufgabe. Die Schwierigkeiten liegen dabei darin, daß es im Wesen einer undifferenzierten Organisation liegt, daß sie nicht so leicht in distinkte Elemente zerlegt werden kann wie etwa eine „typische“ Zelle in Kern, Cytoplasma und Plasten. Der Umstand, daß die Blaualgen nicht grundsätzlich aus dem Rahmen der gewohnten Lebensorganisation „herausfallen“, wie schon aus dem Vorhandensein gleicher Assimilationspigmente, gleicher Membranstoffe, gleicher Teilungsgesetze folgt (siehe die nächsten Abschnitte), gibt andererseits die Hoffnung, daß sich eine Brücke zwischen den beiden Teilreichen pflanzlicher Organisation wird schlagen lassen.

II. Besondere Ausgestaltungen

1. Vakuolisation

In bestimmten Abschnitten mancher vielzelliger Blaualgen werden die Zellen vakuolisiert. Dies erfolgt regelmäßig in den haarförmigen Enden der Rivulariaceen (Abb. 6, 63, 87, 89), in den Haarenden von *Aphanizomenon*, häufig in alten Fadenteilen von Scytonemataceen (Abb. 91 *e*), in den ältesten Zellen von *Oncobyrsa* (Abb. 70) u. a. m. Der

Vorgang ist bis zu einem gewissen Grad mit der Zellsaftbildung anderer Pflanzen vergleichbar. Die Vakuolisation beginnt mit dem Auftreten einzelner kleiner Safträume mit dünnflüssigem Inhalt; sie nehmen allmählich an Größe zu, kommen dabei miteinander in Berührung, wobei zunächst Abplattung erfolgt; später fließen die Safträume zu einer einzigen großen Vakuole zusammen, die fast die ganze Zelle ausfüllt. Das Protoplasma ist dann nur mehr als dünne, oft kaum erkennbare Haut an der Zellwand ausgebildet. Die Vakuolen entstehen wohl allgemein im Chromatoplasma und meist an der Peripherie der Querwände (Abb. 6, 89).

Die Vakuolisation ist physiologisch betrachtet ein Degenerationsvorgang, der von einem bestimmten, anscheinend frühem Zeitpunkt an irreversibel verläuft und schließlich zur völligen Zerstörung des lebenden Zellinhalts führt. Hand in Hand mit der Vakuolenausbildung geht ein Schwund der Assimilationsfarbstoffe. Die Karotinoide bleiben zunächst noch erhalten, die Zellen zeigen dadurch ein orangefarbiges oder gelbliches Aussehen; später schwinden auch sie, die Zellen werden farblos. Gleichzeitig degeneniert der Chromidialapparat; die Endoplasten und auch Cyanophycinkörner und Volutinkörper, falls sie in den Ausgangszellen vorhanden waren, verschwinden (Abb. 6, 89).

Vakuolenbildung kann vielleicht bei allen Arten in beliebigen Zellen als pathologische Veränderung auftreten. Nicht selten findet sie sich in Heteroycsten. Manchmal bilden sich Zellsaftvakuolen auch in Scheitelzellen aërophytischer Arten; vielleicht handelt es sich dabei um eine Schädigung durch Austrocknung (submerse Verwandte zeigen die Erscheinung niemals).

Verschieden von der Vakuolisation im engeren Sinn ist die manchmal auftretende Verflüssigung der normalerweise geligen Endoplasten des Centroplasmas, welches dann ein besonders auffälliges lakunöses Aussehen erhält. Diese Veränderung, die z. B. oft bei *Synechococcus maior* vorkommt, ist wahrscheinlich die Folge einer physiologischen Depression: nach deren Aufhören können die Zellen wieder normale Beschaffenheit annehmen.

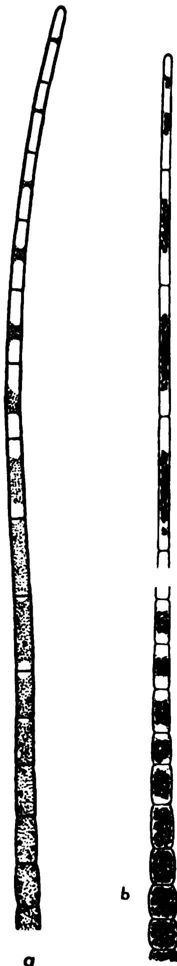


Abb. 6. Zellausbildung in den haarförmigen Enden von Rivulariaceenfäden. *a Rivularia haematites*: Auftreten und Wachstum querwandständiger Vakuolen; *b Gloeotrichia echinulata*: Vakuolenbildung wie bei *a*, das Centroplasma von Gasvakuolen eingehüllt. Nach dem Leben, schwach vergr.; *a* nach GEITLER, *b* Orig.

2. Keritomie („Wabenzerschneidung")

Diese zuerst von ZUKAL 1894 beobachtete sehr eigenartige Veränderung des Protoplasten, die anscheinend nur bei Oscillatoriaceen vorkommt, besteht ebenfalls in der Bildung von Zellsafträumen. Doch ist der Verlauf ganz anders als bei der Vakuolisation im engeren Sinn, ist

jederzeit reversibel und stellt keinen Degenerationszustand dar. Keritomisch veränderte Zellen bzw. aus solchen bestehende ganze Fäden zeigen alle normalen Lebensäußerungen wie Assimilation, Teilung und Wachstum, wenn auch vielleicht etwas geschwächt; bei *Oscillatoria*-Arten findet auch die bezeichnende Kriechbewegung statt.

Die Keritomie besteht darin, daß das gesamte Protoplasma in allen seinen Teilen von zunächst winzigen Safttröpfchen erfüllt wird, die sich allmählich vergrößern und sich schließlich zu charakteristischen, eckig-wabig begrenzten Räumen vereinigen. Der Vergleich der Abb. 89 mit Abb. 7 zeigt die Unterschiede gegenüber der Vakuolisation. In den Anfangsstadien unterscheidet sich das Chromatoplasma vom Centroplasma deutlich durch verschiedene Wabengröße (Abb. 7 *a*, *b*), in den

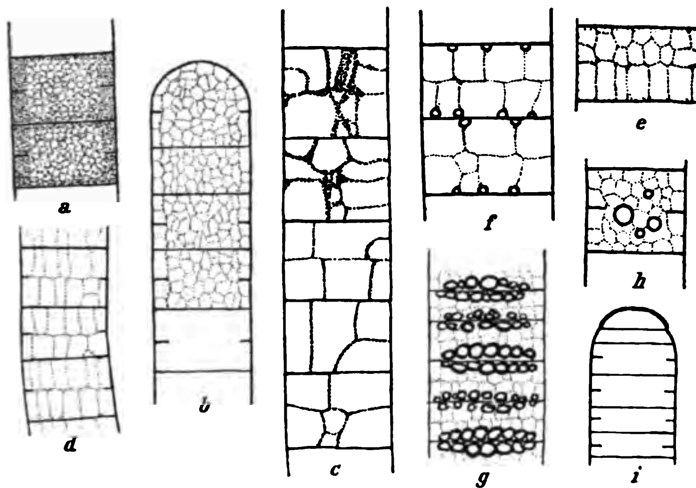


Abb. 7. Keritomie in den Fadenzellen von *Oscillatoria Borneti*. *a* frühestes Stadium, Chromato- und Centroplasma noch sehr dicht; *b* schwache, *c*—*h* starke Keritomie (die beiden oberen Zellen in *c* bei mittlerer, die drei unteren bei hoher Einstellung gezeichnet, *a*, *b*, *g*, *h* bei mittlerer, *d*, *e* bei hoher Eibstellung); in *f* und *g* Cyanophycinkörner, in *h* Volutinkörper sichtbar. — Nach dem Leben (die Teilfiguren etwas verschieden stark vergr.); nach GEITLER.

Endstadien erscheinen diese Teile nicht mehr getrennt (sind es aber wohl in Wirklichkeit). Jedenfalls sind auch in den Stadien maximaler Keritomie Assimilationspigmente vorhanden; einzelne Zellen sehen zwar im Mikroskop farblos aus, zu mehreren übereinander gelegt oder makroskopische Ansammlungen lassen ihre Färbung aber eindeutig erkennen.

Keritomisch veränderte Zellen mit ihrem „unwahrscheinlichen“, durch die Einengung des Centroplasmas auf einige wenige Stränge hervorgerufenen Aussehen stellen besonders geeignete Objekte dar, um sich vom Nichtvorhandensein eines Zellkerns zu überzeugen. Ein Übersehen eines Kerns ist in einer derart durchsichtigen Zelle ausgeschlossen.

Eingehende physiologische Untersuchungen über die Keritomie stehen noch aus. Es scheint, daß sie durch das Fehlen bestimmter Nähr-

salze verursacht wird, da keritomische Freilandpflanzen normale, dichte Beschaffenheit annehmen, wenn sie in vollständige Nährlösung übertragen werden.

3. Gasvakuolenbildung

Unter gewissen Bedingungen erfolgt bei Arten verschiedenster systematischer Zugehörigkeit eine auffallende Zerklüftung des Protoplasmas durch Bildung unregelmäßiger, sehr schwach lichtbrechender, daher im durchfallenden Licht bei hoher Einstellung im Mikroskop schwarz oder schwarz umrändert aussehender Räume (Abb. 6 *b*, 8); im auffallenden Licht zeigt sich infolge totaler Reflexion ein weißliches Aussehen. Der optische Eindruck entspricht dem gewohnten Anblick, den kleine gasförmige Einschlüsse in stärker lichtbrechenden Medien bieten. Nachdem die Frage, ob es sich tatsächlich um gaserfüllte Räume handelt, lange Zeit verschieden beantwortet worden war, konnte KLEBAHN (1922, 1925) dafür überzeugende Beweise erbringen. Die Bezeichnung „Gasvakuolen" besteht daher zu Recht; der von LEMMERMANN vorgeschlagene skeptische Ausdruck „Pseudovakuolen" ist fallen zu lassen[1]).

Die Gasvakuolen wurden zuerst von P. RICHTER als „rote Körner" beschrieben — sie leuchten bei entsprechender Einstellung im Mikroskop infolge Interferenz rosa auf; P. RICHTER hielt sie für amorphen Schwefel. KLEBAHN (1895, 1896, 1897) und STRODTMANN erkannten sie jedoch als gaserfüllte Räume, da sie bei Anwendung von Druck infolge von Absorption verschwinden. Die diesbezüglichen Versuche stellten KLEBAHN, STRODTMANN und AHLBORN hauptsächlich an der klassisch gewordenen *Gloeotrichia echinulata* (Abb. 6 *b*) an, die zeitweise im großen Plöner See (Holstein) in großen Massen wasserblütebildend auftritt. „Bringt man eine durch gelinden Druck zerteilte *Gloeotrichia*-Kugel mit wenig Wasser unter das Deckglas und übt dann unter Anwendung eines Objektivs von genügend großem Abstand in der Mitte des Gesichtsfeldes mittels einer starken Nadel einen sehr kräftigen Druck auf das Deckglas aus, so verschwindet die Körnchenstruktur plötzlich in der nächsten Umgebung der Druckstelle, d. h.



Abb. 8. Gasvakuolen in einem zur Ruhe gekommenen 18zelligen Hormogonium von *Stigonema ocellatum*; kombiniertes Durchschnitts- und Oberflächenbild. Die Gasvakuolen verhüllen das Centroplasma; in den peripheren Teilen Cyanophycinkörner; die kaum sichtbaren Querwände sind nicht eingezeichnet. — Nach dem Leben; Orig.

[1]) Gasvakuolen kommen auch bei Bakterien und bei *Arcella* vor.

überall, wo infolge der Durchbiegung des Deckglases der Druck genügend stark war. Die Zellen platzen selbst bei starkem Druck nicht und es wird keinerlei Austritt irgendwelcher Substanz aus denselben bemerkt; sie verbreitern sich nur und nehmen nach dem Aufhören des Druckes ihre alten Maße wieder an." Die Gasvakuolen verschwinden ebenfalls beim Zentrifugieren. Das Verschwinden läßt sich auch in folgender Weise mit freiem Auge sichtbar machen. *Gloeotrichia*-Kolonien werden in Wasser in ein dickwandiges Glasröhrchen gebracht, das mit einem Stöpsel derart verschlossen wird, daß sich zwischen Stöpsel und Wasser kein Luftraum befindet. Läßt man auf den Stöpsel einen starken Druck einwirken (z. B. durch einen Hammerschlag), so werden die vorher undurchsichtigen, infolge ihres Gasauftriebs im Wasser schwebenden Kolonien durchsichtig und sinken zu Boden.

Ein scheinbar gewichtiger Einwand gegen die Gasnatur der Einschlüsse besteht darin, daß im Vakuum kein Verschwinden erfolgt. Aus verschiedenen Anzeichen läßt sich aber entnehmen, daß die Wände der Gasvakuolen eine feste Beschaffenheit besitzen, welche die Evakuierung verhindert. In diesem Sinn spricht z. B. die Tatsache, daß sich Gasvakuolen außerhalb der Zelle unzerstört beobachten lassen; derartige Isolierungen gelingen leicht durch Faulenlassen der Zellen. Außerdem dürfte die feste Beschaffenheit des Blaualgenprotoplasma überhaupt das Mißlingen der Evakuierung mitverursachen.

Hauptsächlich auf Grund dieses Einwands haben verschiedene Untersucher das Vorhandensein gaserfüllter Räume bestritten. So glaubte MOLISCH (1903, 1906), daß die Gebilde leicht- bis zähflüssige „Schwebekörper" sind; ablehnend verhielten sich auch FISCHER, BRAND (1901, 1905, 1906), LAUTERBORN, LEMMERMANN, VAN GOOR, allerdings größtenteils ohne eigene Versuche anzustellen. KLEBAHN widerlegte 1922 alle Einwände durch sinnreiche Versuche in erschöpfender Weise. Die Frage, welches Gas vorliegt, ist allerdings infolge methodischer Schwierigkeiten nicht leicht zu beantworten. KLEBAHN (1925) glaubt Stickstoff nachgewiesen zu haben. CANABAEUS machte es dann durch Experimente glaubhaft, daß die Vakuolen Gärgase enthalten, die durch intramolekulare Atmung bei Sauerstoffmangel gebildet werden. Durch Kultur unter Bedingungen, die gärungsfördernd wirken (Dunkelheit, O_2-Mangel), ließen sich auch in Blaualgen, die gewöhnlich frei von Gasvakuolen sind, Gasvakuolen hervorrufen.

Mit der Gasnatur der Hohlräume steht es im Einklang, daß Zellen bzw. ganze Pflanzen, die Gasvakuolen in größeren Mengen enthalten, spezifisch leichter als Wasser sind und daher in ihm emporsteigen. Gerade die Wasserblüten bildenden Blaualgen besitzen reichlich Gasvakuolen (*Microcystis*-, *Anabaena*-, *Aphanizomenon*-, *Oscillatoria*-Arten). Die Bildung der Gasvakuolen erfolgt jedoch anscheinend vor dem Aufsteigen im sauerstoffarmen Schlamm der Gewässer. Bezeichnenderweise führen typische Vertreter der sauerstoffarmen sapropelischen Biocönose ebenfalls Gasvakuolen (*Oscillatoria Lauterbornii*, *putrida*), jedoch in zu geringer Menge, um den Zellen den zum Aufsteigen nötigen Auftrieb zu verleihen. Gasvakuolen finden sich auch ohne erkennbare Beziehung zu Umweltseinflüssen bei vielzelligen Arten in bestimmten Entwicklungsabschnitten, so in den Hormogonien von *Stigonema ocellatum* (Abb. 8), von *Nostoc commune* (BORNET und THURET), von *Lyngbya*-Arten, bei

manchen *Oscillatoria*-Arten nur in den Endzellen (Abb. 94). In Dauerzellen und Heterocysten werden die Gasvakuolen rückgebildet (KLEBAHN 1895). In den Haaren von Rivulariaceen entwickeln sich die Gasvakuolen unabhängig von der Zellsaftbildung (Abb. 6 *b*).

Über die Lokalisation der Gasvakuolen innerhalb der Zelle läßt sich infolge der besonderen Lichtbrechungsverhältnisse nicht immer ein eindeutiges Urteil fällen. Es entsteht oft der Eindruck, als ob das gesamte Centroplasma von Gasvakuolen erfüllt wäre (Abb. 8). Solche Bilder sind aber wohl immer optische Täuschungen; an durchsichtigeren Zellen mit geringerer Gasvakuolenbildung kann man sich durch vorsichtiges Abtasten mit der Mikrometerschraube überzeugen, daß die

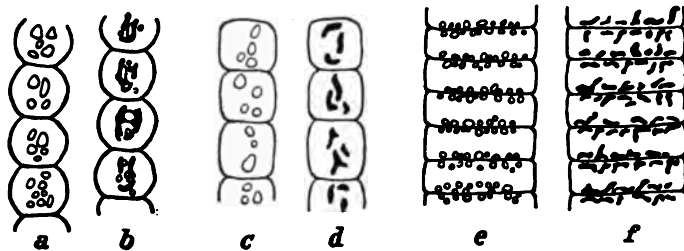


Abb. 9. Auftreten von Gasvakuolen an den Stellen der Cyanophycinkörner. *a, b Nostoc Linckia, c, d Anabaena Azollae, e, f Phormidium ambiguum* var. *maior*; *a, c, e* mit Cyanophycinkörnern, *b, d, f* mit Gasvakuolen. — Nach dem Leben; nach CANABAEUS.

Gasvakuolen nur einen Mantel um das Centroplasma bilden, daß sie also an seiner Oberfläche bzw. an der Grenze von Chromato- und Centroplasma liegen. Die Tatsache, daß die Gasvakuolen somit an der gleichen Stelle wie die Cyanophycinkörner entstehen, hat CANABAEUS besonders hervorgehoben und den Schluß daraus gezogen, daß die Cyanophycinkörnchen die Grundsubstanz der Gärung sind. Die übereinstimmenden Lagebeziehungen zeigt Abb. 9; besonders auffallend wird die Erscheinung, wenn in langgestreckten Zellen an den Querwänden Cyanophycinkörner und Gasvakuolen „vikariierend" auftreten (Abb. 94). Andererseits gibt es auch Fälle, wo regelmäßig in derselben Zelle neben Gasvakuolen auch Cyanophycinkörner vorhanden sind (Abb. 8).

4. Konkavzellen, Spaltkörper, Nekriden

Bei manchen fadenförmigen Arten stellen sich in einzelnen Zellen bestimmte Absterbeerscheinungen ein, die sich zunächst in einer Abnahme des Turgordruckes äußern; dadurch wölben sich die Querwände der Nachbarzellen vor und die betroffene Zelle wird bikonkav („Konkavzellen" BRANDS, KOHLS). Manchmal wird das Protoplasma eigentümlich gallertig-glasig, nimmt dabei durch mechanische Einengung der Assimilationsfarbstoffe und ihren Austritt aus dem Chromatoplasma eine intensive homogene Färbung an, um schließlich farblos und stark lichtbrechend zu werden. An solchen Zellen kann der Faden zerbrechen (daher der Name „Spaltkörper"). In anderen Fällen werden einzelne Zellen von einer „Verflüssigungskrankheit" befallen, wobei der Zellinhalt

schleimig und gelblich, dann farblos wird und schließlich „verschwindet" („Nekriden"). Näheres über diese scheinbar spontanen pathologischen Veränderungen des Protoplasmas ist nicht bekannt.

5. Gelegentlich auftretende Zelleinschlüsse

In den Zellen von *Symploca muscorum* treten manchmal Gipskristalle und — auch bei anderen Arten — Eiweißkristalle auf (Elenkin und Danilow). Kohl beobachtete bei verschiedenen Arten gelegentlich als Öltropfen angesprochene Substanzen. Manche Arten führen vielleicht Schwefeltropfen (Hinze an *Oscillatoria*; Abb. 49 *b*). In allen diesen Fällen handelt es sich um seltene Ausnahmen.

C. Äußere Zellmorphologie

I. Grundsätzliches; Geschichtliches

Im Hinblick auf den eigenartigen, von anderen Organismen so sehr abweichenden Zellbau der Blaualgen ist es besonders reizvoll, die äußere Morphologie dieser Algen im Vergleich mit den in Kern und Cytoplasma differenzierten Algen zu betrachten. Es zeigt sich dabei, daß — im Gegensatz zum Protoplastenbau – wesentliche Übereinstimmung in allgemeinen morphologischen Gesetzlichkeiten herrscht.

Allerdings fehlen alle jene Differenzierungen anderer Algen, die durch deren phylogenetische Abstammung von Flagellaten bedingt sind und die sich besonders in den Schwärmern (Zoosporen, Gameten) ausdrücken. Während bei diesen Algen der Typus der vegetativen, unbegeißelten Zelle erst sekundär durch Reduktion der monadoiden Entwicklungsphase entstanden ist (Pascher), stellt die vegetative unbegeißelte Zelle der Blaualgen den Grundtypus dar (vgl. Abschn. D II).

Um so bemerkenswerter ist es, daß bei Blaualgen als Konvergenzerscheinung ganz analoge morphologische Merkmale auftreten wie etwa bei Chrysophyceen, Chlorophyceen und Heterokonten. Eine grundsätzliche Parallelität drückt sich, wenn man will, ja bereits darin aus, daß die Blaualgen überhaupt „Zellen" besitzen, d. h. physiologische und morphologische Einheiten, die für sich allein oder als Bausteine in vielzelligen Verbänden den Organismus bilden. Darüber hinaus können aber diese Zellen Kolonien hervorbringen, die fast in allen Einzelheiten mit den z. B. bei Protococcalen auftretenden Typen übereinstimmen. Viele Formen bilden Fortpflanzungszellen, die im wesentlichen mit den Autosporen anderer Algen vergleichbar sind. Die höchst differenzierten Blaualgen besitzen Plasmodesmen und werden dadurch zu echt vielzelligen Organismen.

Diese Tatsachen legen es nahe, die Blaualgenzelle mit einer monoenergiden Algenzelle zu vergleichen. Das Centroplasma mit seinem Chromidialapparat entspricht in diesem Sinn einem Zellkern. Wir kennen tatsächlich keine Blaualgenzellen, wo in einem einheitlichen, unseptiertem Protoplasma mehrere Centroplasmen und Chromatoplasmen vorhanden wären; diese — theoretisch vorstellbare — Ausbildung wäre mit dem polyenergiden Bau anderer Organismen vergleichbar. Da

allerdings, wie im vorhergehenden Hauptabschnitt geschildert wurde, das Centroplasma auch trophischen, cytoplasmatischen Charakter besitzt (Stapelung von Assimilaten!), so lassen sich derartige Vergleiche nicht streng durchführen. Auch diese Überlegungen führen schließlich zu der Erkenntnis, daß die Blaualgenzelle in gewissem Sinn eine Bildung für sich ist. Sie hat aber mit anderen Zellen gemeinsam, ein in sich geschlossenes morphologisches und physiologisches System zu sein. Als solches wird sie in den folgenden Abschnitten behandelt.

Die Kenntnisse der äußeren Morphologie der Blaualgen gehen bis auf die Zeiten Agardhs, Kützings und Nägelis zurück. Die wesentlichen Organisationsmerkmale wurden bereits damals richtig erkannt, wenn auch manche Ergebnisse infolge unzureichender optischer Hilfsmittel und in Anbetracht nicht sehr weitreichender morphologischer Fragestellungen ungenau bleiben mußten. Grundlegend in ihrer Art und nicht nur nicht veraltet, sondern in vieler Hinsicht unübertroffen sind die morphologischen Schilderungen Bornets, Borzis, Flahaults, Gomonts und Thurets; als Folge der hervorragenden Beobachtungsgabe dieser Untersucher sind auch ihre bildlichen Darstellungen mustergültig. Der Aufbau und das Wachstum der Zellwände wurde von Correns grundlegend geschildert; seine Untersuchungen blieben bis heute die einzigen dieser Art. In der Folgezeit trat das morphologische Interesse zugunsten einer mehr floristisch-systematischen Behandlungsweise zurück; das morphologische Verständnis wurde dabei kaum gefördert. Erst in jüngster Zeit trat die anatomische Untersuchungsrichtung wieder mehr in den Vordergrund (Crow, Elenkin und seine Mitarbeiter, Ercegović ,Geitler, Schmid).

II. Übersicht der Zelltypen

Manche Blaualgen bringen während ihres ganzen Lebens nur eine Art von Zellen hervor (*Synechococcus*, *Synechocystis*, Abb. 27, 28). In solchen Fällen erschöpft sich der gesamte Formwechsel in der Ausbildung von vegetativen Zellen, die je nach der Höhe der Teilungsfrequenz und in Abhängigkeit von Außenbedingungen etwas größer oder etwas kleiner sein können und mehr oder weniger Reservestoffe enthalten, im übrigen aber immer gleich aussehen. In anderen Fällen können einzelne oder alle Zellen bei Eintritt bestimmter, die vegetative Entwicklung hemmender Außenbedingungen eine besondere Ausgestaltung erfahren: unter Einstellung der Teilungen vergrößern sie sich, bilden eine widerstandsfähige Membran aus und stapeln unter Schwund der Assimilationspigmente Reservestoffe: sie werden zu Dauerzellen. Bei fadenförmigen Arten können mehrere nebeneinanderliegende Zellen durch Bildung einer gemeinsamen Hülle zu einer „Sammeldauerzelle“ werden, die man als Hormocyste bezeichnet.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit den Dauerzellen besitzen die als Heterocysten bezeichneten Zellen, die unter Verlust der Teilungsfähigkeit, Vergrößerung, Schwund der Assimilationsfarbstoffe und Bildung einer verdickten Membran aus vegetativen Zellen entstehen; im Gegensatz zum Verhalten der Dauerzellen degeneriert aber normalerweise ihr Inhalt und ist dem Tod verfallen.

Außer Fortpflanzungszellen mit Dauerfunktion und den dauerzellenartigen Heterocysten kommen Fortpflanzungszellen vor, die aus-

schließlich der Vermehrung dienen. Sie entstehen entweder zu mehreren als Endosporen innerhalb vergrößerter, zu Sporangien umgestalteter vegetativer Zellen, oder sie werden als Exosporen von Sporangien nach außen abgeschnürt. Den Endosporen ähnlich sind die Nannocyten, die aber nicht in besonderen Sporangien entstehen. „Gonidien“ sind durch Zerfall fadenförmiger Thalli entstandene Einzelzellen. In manchen Fällen vermögen sie aktive Kriechbewegungen auszuführen und heißen dann Planokokken. Gewissermaßen Sammelbildungen von Planokokken sind die Hormogonien, welche aktiv kriechende Fadenstücke, die sich von den Mutterpflanzen ablösen, darstellen.

Diese Übersicht soll zunächst zeigen, daß die Blaualgen eine nicht unbeträchtliche Mannigfaltigkeit aufweisen; sie ist viel größer als z. B. bei den Bakterien und übertrifft zum Teil auch die bei primitiven Grünalgen vorhandene[1]).

III. Zellformen

1. Allgemeines

Die Gestalten der Blaualgenzellen sind fast ausnahmslos sehr einfach. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die Blaualgen kaum von den Bakterien. Analysen der Zellform nach modernen Gesichtspunkten

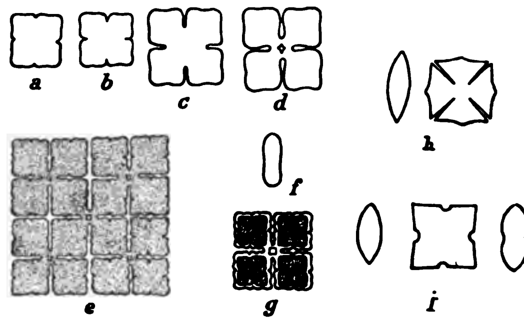


Abb. 10. Zellformen von *Tetrapedia*. *a—g T. gothica*, *h T. crux-Michaeli*, *i T. morsa*. *a—d* stellen Teilungsstadien dar, *e* eine 16zellige Kolonie, *f* die Kantenansicht einer Zelle, *g* eine vierzellige Kolonie (nur diese Fig. gibt unschematisiert die Membran und den Zellinhalt wieder); in *h* und *i* sind auch Kantenansichten dargestellt. — *g* nach KIRCHNER, *i* nach WEST, die anderen nach REINSCH.

und mit Hilfe des Experiments wurden bei Blaualgen noch nicht vorgenommen. Die folgende, auf gelegentlichen Beobachtungen beruhende Schilderung kann nur als Grundlage solcher Untersuchungen dienen.

Die Grundform einzeln lebender Zellen ist die Kugel (Abb. 27), also jene Form, die ein von Außenkräften unbeeinflußter Flüssigkeitstropfen infolge seiner Oberflächenspannung annimmt und die allgemein als die Urform nackter Protoplasten auftritt. Im Falle der Blaualgen, deren Zellen durchwegs behäutet sind, ergibt sich die Kugelform aus

[1]) Die ausführliche Schilderung der Zelltypen findet ihren natürlichen Platz bei der Besprechung des Formwechsels (Abschn. D).

dem Zusammenspiel von Turgordruck und elastischer Spannung der allseitig gleichmäßig ausgebildeten Membran. Der Protoplast selbst ist dabei nach allen Raumrichtungen gleichmäßig organisiert. In eben entstandenen Tochterzellen, die — im Idealfall — halbkugelig sind, ist dies nicht der Fall: auch bei künstlicher Isolierung nehmen solche Halbzellen nicht Kugelgestalt an. Es ergibt sich daraus, daß die Zellgestalt im physikalischen Modellversuch nicht restlos nachgeahmt werden kann,

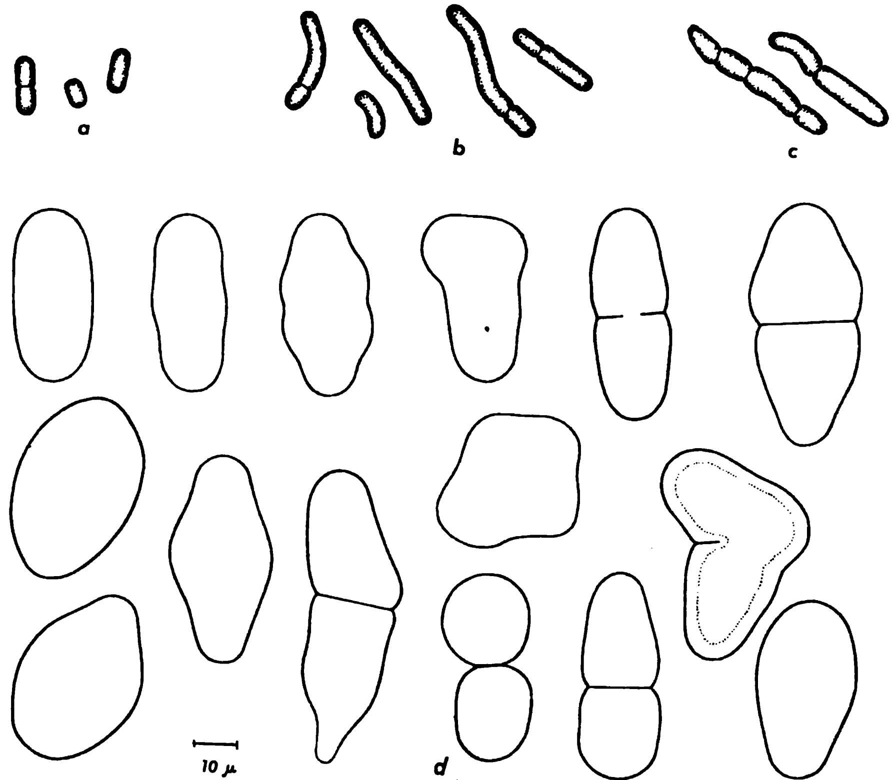


Abb. 11. Involutionsformen einzelliger Blaualgen. *a—c Synechococcus elongatus*; *a* normale Zellen, *b* schwache, *c* starke Involution (beachte das unregelmäßige Auftreten der Teilungswand!); *d Synechococcus maior* (Hochmoorform): oben links eine normale Zelle, die übrigen Zellen verschieden stark verändert, einige in Teilung; die Teilung der Zelle Mitte rechts verläuft einseitig (die punktierte Linie stellt die Grenze zwischen Chromato- und Centroplasma dar); die Membran der Vorstülpung der 3. Zelle von links in der unteren Reihe ist auffallend dünn. — Nach dem Leben; *a, c* nach GEITLER, *d* Orig.

da ein wesentlicher Faktor, eben die protoplasmatische Organisation, fehlt. Daß eine kugelige Blaualgenzelle überhaupt eine allseitig gleichmäßig elastisch gespannte Membran besitzt, geht auf die Tätigkeit des „kugelig organisierten" Protoplasten zurück.

Sowohl formal wie auch der inneren Organisation nach, und wohl auch phylogenetisch betrachtet komplizierter sind längliche Zellformen, in denen eine Achse bevorzugt ist. Der einfachste Typus ist das zwei-

achsige Ellipsoid (manche *Aphanothece-* und *Gloeothece*-Arten). Die Gestalt beruht auf dem Zusammenspiel einer bestimmten protoplasmatischen Architektonik, die sich in der Betonung einer Längsachse ausdrückt, mit Turgordruck und elastischer Membranspannung; die Spannung der Membran ist gleichmäßig, wie daraus folgt, daß sie ihre Ellipsoidform auch bei künstlicher Aufhebung des Turgordrucks beibehält. Zellen von der Gestalt dreiachsiger Ellipsoide kommen bei Blaualgen nicht vor (nur während bestimmter Teilungsstadien, z. B. von *Merismopedia convoluta*, nehmen die Zellen eine ähnliche Gestalt an).

Eine weitere Komplikation der Zellform bilden zylindrische („stäbchenförmige") Zellen mit halbkugelig abgerundeten Enden (Abb. 14). Im allgemeinen findet sich diese Ausbildung bei Zellen, deren lange Achse mehrmals länger als die beiden kurzen Achsen ist, während bei geringerem Längenunterschied die ellipsoidische Form auftritt (die Stäbchenzellen sind kein sehr langgestrecktes Ellipsoid!); doch gibt es auch zylindrische Zellen mit geringem Achsenlängenunterschied (Abb. 28). Die spezifische protoplasmatische Organisation tritt noch deutlicher in Erscheinung, wenn die Zellenden nicht abgerundet, sondern verjüngt und zugespitzt sind („spindelförmige" Zellen von *Dactylococcopsis*, Abb. 13*a*—*d*, 49).

Langgestreckte Zellen können auch gebogen auftreten. Die Biegungen erscheinen als ungefähre Kreissegmente von mäßiger (Abb. 32*b*, 34, 49) oder starker (Abb. 32*c*, *d*) Krümmung bzw. als „S-förmige" Krümmungen. Vielfach handelt es sich dabei um Schraubenwindungen (mit Ausnahme von *Tetrarcus*, Abb. 32*c*, *d*, und *Cyanarcus* bilden wohl alle gekrümmten Stäbchen lose Schrauben). Diese „Spiraltendenz" ist, wie auch in anderen Formenkreisen, unter den Blaualgen anscheinend weit verbreitet und findet sich auch bei fadenförmigen Arten (Abb. 96*d*).

Die zylindrische oder spiralförmige, gerade oder gekrümmte Ausbildung der Zellen ist arteigentümlich, jedoch durch Außenbedingungen modifizierbar. Planmäßige Experimente fehlen auch hier, doch zeigen die Veränderlichkeit als solche oft Beobachtungen an Freilandmaterial; der Übergang von der Zylinderform zur Spindelform konnte auch künstlich hervorgerufen werden (Abb. 11*a*—*c*).

Im kolonialen oder vielzelligen Verband können die geschilderten Zellformen zu verschiedenen Zwangsformen verändert werden. Diese ergeben sich bei dichter Berührung bzw. Verwachsung mittels fester Membranen aus dem Turgordruck und dem Gegendruck der Nachbarzellen. Je nach der Art des Zellverbandes und der spezifischen Eigenform sehen solche Zellen abgeplattet-kugelig, abgeplattet-zylindrisch, abgerundet-würfelig, im Umriß polygonal usw. aus.

Im Gegensatz zu den geschilderten einfachen Zellgestalten treten bei den zur Gattung *Tetrapedia* zusammengefaßten Arten kompliziertere, manchen Desmidiaceen oder Protococcalen ähnliche Zellformen auf (Abb. 10). Diese Arten sind allerdings sehr schlecht bekannt, wurden meist nur ein einziges Mal gefunden, im fixierten Zustand untersucht und nur oberflächlich beschrieben. Ihr Bau fällt so sehr aus dem Rahmen des bei Blaualgen Gewohnten heraus, daß die Annahme naheliegt, es handle sich überhaupt um keine Blaualgen[1]). Ganz ungewöhnlich ist

[1]) Einige der früher zu *Tetrapedia* gerechneten Arten wurden tatsächlich bereits als Desmidiaceen oder Protococclaen erkannt (*T. aversa*, *Reinschiana*, *glaucescens* = *Arthrodesmus* bzw. *Tetraëdron*).

auch die — nicht genau untersuchte — Teilung, die durch gleichzeitige Durchschnürung in zwei Richtungen erfolgen soll (Abb. 10*a*—*d*).

Abgesehen von den fraglichen *Tetrapedia*-Arten ist für die Blaualgenzelle allgemein bezeichnend das Fehlen besonderer Ausgestaltungen, wie sie Desmidiaceen, Diatomeen und manchen Protococcaen eigentümlich sind (Stacheln, Aussackungen, Membranskulpturen). Als sehr einfache Ausgestaltungen der Membran finden sich nur bei manchen festsitzenden Formen gallertige, füßchenartige Haftscheiben (Abb. 39, 42); bei *Clastidium* trägt der Scheitel des Sporangiums ein sehr langes Schleimhaar.

2. Involutionsformen

Abnorme Formen absterbender Zellen sind, wie allgemein, auch bei Blaualgen nicht selten; sie sind ohne weiteres Interesse. Einem besonderen Wachstumsvorgang verdanken dagegen die eigenartigen

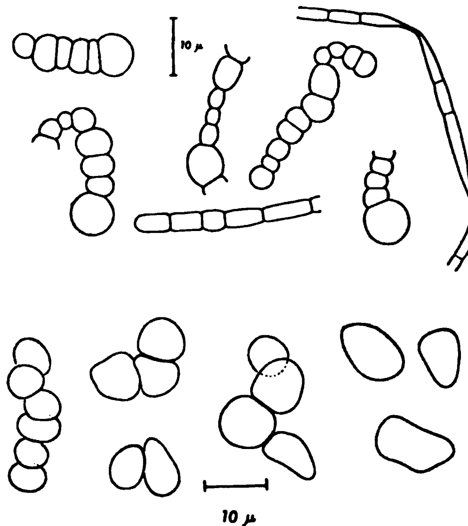


Abb. 12. Oben: Ausbildung der Zellfäden von *Anabaena Cycadeae* in den jüngsten infizierten Teilen der Wurzelknöllchen von *Cycas circinalis*; auffallende Involutionsformen (die Zellen sind nicht zerdrückt oder gezerrt!); nach Handschnitten, lebend. — Unten: Teile und einzelne Zellen von Fäden des *Nostoc* aus dem Thallus der Flechte *Polychidium muscicola*; zum Vergleich des Aussehens der Fäden freilebender *Nostoc*-Arten siehe Abb. 17*a* und 93. — Nach dem Leben; Orig.

Involutionsformen mancher Arten ihre Entstehung. Solche Veränderungen sind besonders bei *Synechococcus*-Arten auffallend (Abb. 11). Es handelt sich um reversible Depressionszustände. Im Fall von *Synechococcus elongatus* ist die auslösende Ursache wahrscheinlich abnorm hohe Konzentration in eintrocknenden Kulturen (Geitler 1921*a*); die abgebildeten Involutionsformen von *Synechococcus maior* traten in einer Schlenke eines Hochmoors auf, dessen andere Schlenken Zellen normaler Ausbildung enthielten. In beiden Fällen waren fast alle Zellen abnorm gestaltet. Die Veränderungen lassen bestimmte Regelmäßigkeiten erkennen: bei *Synechococcus elongatus* werden die Zellen gebogen, später an den Enden auch zugespitzt; bei *Synechococcus maior* stellt sich eine

mittlere Auftreibung ein, die Tochterzellen werden dadurch querasymmetrisch und teilen sich weiter „inäqual". Ähnliches fand PERFILIEV für *Synechococcus aeruginosus*. Später entstehen stark vergrößerte und ± deformierte Zellen. Bemerkenswert ist besonders bei *Synechococcus elongatus*, daß sich gattungsfremde Merkmale einstellen: die für *Synechococcus* bezeichnende Zylinderform wird durch die für *Dactylococcopsis* charakteristische Spindelform abgelöst. Außer bei den genannten Arten kommen Involutionsformen anscheinend auch bei *Synechococcus euryphyes* vor; wenigstens scheinen dies die Bilder BECKS zu zeigen, der die Art beschrieben hat. Auch bei *Aphanothece caldariorum* treten gelegentlich abnorm große, unregelmäßig und stark gebogene Zellen auf.

Wesensgleiche Veränderungen (Vergrößerung, seitliche Auftreibungen u. dgl.) kommen auch bei fadenförmigen Blaualgen unter extremen Bedingungen vor. Dieses Verhalten fanden A. RICHTER bei Kultur in NaCl-Lösungen, HARDER bei Kultur in organischen Medien oder bei Licht- und Nahrungsmangel. Auffallende Involutionsformen zeigen die Fäden von *Anabaena Cycadeae* der jüngsten Infektionsstellen in den Wurzelknöllchen von *Cycas* (Abb. 12). Zu den Involutionsveränderungen sind auch manche Fälle zu rechnen, wo in Flechten lebende Blaualgenzellen abweichende Gestalten annehmen. Im allgemeinen werden die Algenzellen innerhalb des Flechtenthallus nicht wesentlich verändert (vgl. Bd. VI dieses Handbuchs). In einigen Fällen zeigen dagegen die im Flechtenthallus „eingesperrten" Blaualgen unter der Einwirkung des Pilzes eine bedeutendere Größe, bilden unregelmäßige Ausbuckelungen und dergleichen; so verhält sich *Dichothrix* im Thallus von *Placynthium* (GEITLER 1934) und *Nostoc* in *Polychidium* (Abb. 12).

3. Polarität der Zelle

An pflanzlichen und tierischen Zellen kann allgemein eine autonome oder induzierte Polarität unterschieden werden. Im ersten Fall besitzt der Protoplast eine von außen her unbeeinflußbare Architektonik, die durch morphologisch verschiedene Ausbildung gegenüberliegender Teile entweder unmittelbar sichtbar ist oder sich in der verschiedenen Weiterentwicklung der Teile kundgibt. Im anderen Fall wird die Zelle durch Außeneinflüsse, z. B. Lichtreize, polarisiert.

Für die Blaualgen fehlen noch experimentelle Untersuchungen über ihre Polarität. Es läßt sich vorläufig nur beschreibend feststellen, daß polar gebaute Zellen unter den Blaualgen überhaupt vorkommen. In dieser Weise verhalten sich besonders auffallend *Dermocarpa*- und *Chamaesiphon*-Arten. Es handelt sich um einzellige, festgewachsene Formen; der basale Pol besitzt eine Haftscheibe und ist auch sonst oft anders gestaltet als der Scheitelpol, die Bildung von Fortpflanzungszellen erfolgt oft nur am Apikalpol, Cyanophycinkörner werden nur im basalen Teil gebildet (Abb. 37*a*—*d*, 42, 44, 66). Polar gebaut sind auch ganze Zellfäden, die mit der Basis festsitzen (vgl. auch Abschn. E II 3; Abb. 63, 87). In allen diesen Fällen dürfte es sich um induzierte Polarität handeln, da wahrscheinlich jener Teil des Keimlings, der zufällig mit der Unterlage in Berührung kommt, zum Basalende wird.

Von anderem Aussehen ist die polare Ausbildung der Zellen von *Gomphosphaeria* und *Coelosphaerium*. Hier handelt es sich um freischwimmende Kolonien, die aus einer zu einer Hohlkugel angeordneten Schichte von Zellen in gemeinsamer Gallerte bestehen. Das nach außen gekehrte Ende jeder Zelle ist breit abgerundet, das innere verjüngt, die Zellen erscheinen also kegelförmig; am Innenpol wird Membrangallerte gebildet, die sich zu Gallertstielen formt. Die Teilungsfurche beginnt am äußeren Zellpol einzuschneiden, wodurch die Zellen in diesen

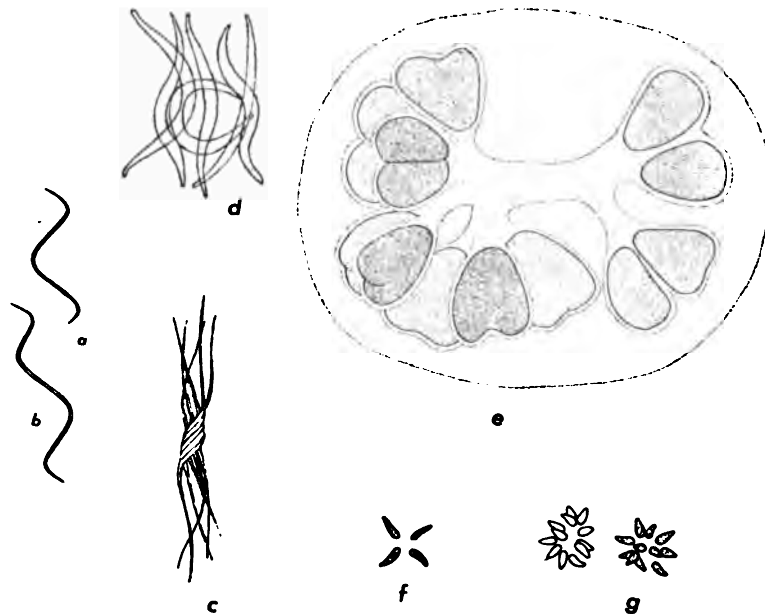


Abb. 13. ***a, b Dactylococcopsis fascicularis* fa. *solitaria*: spindelförmige, schraubig gebogene Zellen; *c D. fascicularis*: Zellen zu mehreren in gedrehten Bündeln; *d D. rhaphidioides*, verschiedenartig gebogene Zellen einer Kolonie. *e Gomphosphaeria aponina* var. *cordiformis*, Kolonie: polar gebaute Zellen radial auf Gallertstielen. *f, g* vier- und mehrzellige Kolonien von *Marssoniella elegans*; radial gestellte, polar gebaute Zellen. — *a, b* Orig., *c, f* nach Lemmermann, *d* nach Hansgirg, *e, g* nach G. M. Smith; ca. 600—800fach.**

Stadien „herzförmig" aussehen (Abb. 13*e*). Umgekehrt sind bei *Marssoniella* die Innenpole der Zellen breit, die Außenpole spitz ausgebildet (Abb. 13*f*, *g*). In beiden Fällen steht die Teilungsebene in bestimmter Beziehung zur Zellform.

Im Unterschied zu den geschilderten Typen erscheinen die meisten Blaualgenzellen a p o l a r (kugelig oder länglich mit Quersymmetrie). Dies bedeutet jedoch nicht, daß überhaupt keine bestimmten Achsen vorhanden sind. Bei länglichen Zellen liegt die Teilungsebene konstant senkrecht oder parallel zur Längsachse (Gattungsmerkmal!). Auch kugelige Zellen zeigen wenigstens vorübergehend bestimmte Achsenlagen (vgl. auch Abschn. D I).

Engler-Diels, Syllabus der Pflanzenfamilien



Fig. 19. Biddulphia mobiliensis. A—D Bildung der Gameten. *E Coscinodiscus*, einzelne Gameten. — Nach Bergon.

XI. Abteilung: Seite

RHODOPHYCEAE 33

1. Klasse: **Bangiales** 34
2. « : **Florideae** 34
   1. Reihe: Nemalionales 35
   2. « : Gelidiales 37
   3. « : Cryptonemiales 37
   4. « : Gigartinales 38
   5. « : Rhodymeniales 39
   6. « : Ceramiales 40

Seite

2. Unterkl.: ***Eubasidii*** 68
   1. Reihe: Protobasidiomycetes 69
   2. « : Autobasidiomycetes 69

Anhang zu Klasse 2 und 3: **Fungi imperfecti** 77

Nebenklasse zu Klasse 2 und 3: **Lichenes** 79

1. Unterkl.: ***Phycolichenes*** . . . 80

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berl

Seite

9. Reihe: Isobryales 98
10. « : Hookeriales . . . 99
11. « : Hypnobryales . . 99

II. Reihengruppe: Buxbaumiinales 101
12. Reihe: Buxbaumiales . . 101

III. Reihengruppe: Polytrichinales 101
13. Reihe: Polytrichales . . 101
14. « : Dawsoniales . . . 101

II. Unterabteil.: **PTERIDOPHYTA** . . . 101
1. Klasse: **Psilophytinae** 102
2. « : **Articulatae** 102
1. Unterkl.: ***Protoarticulatales*** . 102
2. « : ***Sphenophyllales*** . . 102
3. « : ***Cheirostrobales*** . . 102
4. « : ***Pseudoborniales*** . . 102
5. « : ***Equisetales*** 103
1. Reihe: Eueqnisetales . . 103
2. « : Calamitales . . . 103
3. Klasse: **Lycopodiinae** 104
1. Reihe: Lycopodiales . . 104
2. « : Selaginellales . . 105
1. Unterr.: Selaginellineae . 105
2. « : Lepidophytineae 106
4. Klasse: **Psilotinae** 106
5. « : **Isoëtinae** 107
6. « : **Filicinae** 107
1. Unterkl.: ***Eusporangiatae*** . . 107
1. Reihe: Ophioglossales . 107
2. « : Marattiales . . . 107
2. Unterkl.: ***Leptosporangiatae*** . 108
1. Reihe: Eufilicales . . . 108
2. « : Hydropteridales 114

XIV. Abteilung:

EMBRYOPHYTA SIPHONOGAMA

(Siphonogamae, Phanerogamae, Anthophyta, Endoprothalliatae, Spermatophyta) . . 115

1. Unterabteil.: **GYMNOSPERMAE** . . 115
1. Klasse: **Cycadofilicales** (Pteridospermae) 116
2. « : **Cycadales** 117
3. « : **Bennettitales** 119
4. « : **Ginkgoales** 119
5. « : **Cordaitales** 121
6. « : **Coniferae** 121
7. « : **Gnetales** 126

2. Unterabteil.: **ANGIOSPERMAE** . . . 128
1. Klasse: **Monocotyledoneae** 131
1. Reihe: Pandanales . . . 131
2. « : Helobiae 132
3. « : Triuridales . . . 137
4. Reihe: Glumiflorae . . . 137
5. « : Principes . . . . 14[illegible]
6. « : Synanthae . . . . 14[illegible]
7. « : Spathiflorae . . . 148
8. « : Farinosae . . . . 15[illegible]
9. « : Liliiflorae 157
10. « : Scitamineae . . . 16[illegible]
11. « : Microspermae . . 16[illegible]

2. Klasse: **Dicotyledoneae** 172
1. Unterkl.: ***Archichlamydeae*** . 172
1. Reihe: Verticillatae . . . 172
2. « : Piperales 173
3. « : Hydrostachyales 174
4. « : Salicales 174
5. « : Garryales 175
6. « : Myricales 175
7. « : Balanopsidales . 176
8. « : Leitneriales . . . 176
9. « : Juglandales . . . 176
10. « : Julianiales . . . 177
11. « : Batidales 178
12. « : Fagales 178
13. « : Urticales 180
14. « : Podostemonales . 185
15. « : Proteales 185
16. Reihe: Santalales 187
17. « : Aristolochiales . 191
18. « : Balanophorales . 194
19. « : Polygonales . . . 195
20. « : Centrospermae . 197
21. « : Ranales 204
22. « : Rhoeadales . . . 214
23. « : Sarraceniales . . 221
24. « : Rosales 222
25. « : Pandales 243
26. « : Geraniales 243
27. « : Sapindales 262
28. « : Rhamnales 272
29. « : Malvales 274
30. « : Parietales 279
31. « : Opuntiales 295
32. Reihe: Myrtiflorae . . . 297
33. « : Umbelliflorae . . 308

2. Unterkl.: ***Metachlamydeae (Sympetalae)*** 314
1. Reihe: Diapensiales . . . 314
2. « : Ericales 314
3. « : Primulales 318
4. « : Plumbaginales . . 320
5. « : Ebenales 321
6. « : Contortae 324
7. « : Tubiflorae 333
8. « : Plantaginales . . 357
9. « : Rubiales 358
10. « : Cucurbitales . . . 364
11. « : Campanulatae . . 365

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

IV. Zellgröße

Zwischen Zellgröße und Organisation bestehen ganz allgemein bestimmte Beziehungen (GEITLER 1930). Aus der Molekülgröße ergibt sich, daß Zellorganellen von bestimmter Differenzierung eine gewisse minimale Größe besitzen müssen; andererseits kann aus physikalischen Gründen (Oberflächenspannung, Adsorption) eine gewisse Größe auch nicht überschritten werden. Es bildet sich also eine „mittlere", der betreffenden Organisation wesentliche Größe aus (mittlere Größe von Gewebezellen, Chloroplasten usw.).

Es ist kein Zufall, daß die einfachen Blaualgenzellen im Vergleich zu anderen Algenzellen durchschnittlich klein sind. Die Blaualgen sind nach den Bakterien die kleinsten Organismen überhaupt. Manche Formen besitzen selbst Bakteriengröße (Durchmesser der Zellen 0,5—1 μ), die meisten sind etwas größer, einzelne überschreiten die Norm: so sind die ausgewachsenen Zellen (Sporangien) von *Dermocarpa protea* (Abb. 37*g*) bis 40 μ breit, bis 120 μ hoch, von *Dermocarpa xenococcoides* bis 30 μ breit, bis 50 μ hoch; die Scheibenzellen der Fäden von *Lyngbya maiuscula* werden bis 60 μ (nach WEBER VAN BOSSE bis 80 μ) breit, ihre Höhe beträgt allerdings nur 2—4 μ (Abb. 96*a*, *b*); von der gleichen Größenordnung sind die Zellen von *Plectonema Wollei* (Abb. 5*a*). Für die fadenförmigen Arten gilt im übrigen die schon von GOMONT erkannte Regel, daß im allgemeinen breitere Zellen relativ niedriger, schmälere relativ höher sind (z. B. sind die wenige μ breiten Zellen von *Schizothrix fuscescens* mehrmals länger als breit, Abb. 16*e*).

Beträchtliche Größenschwankungen während der ontogenetischen Entwicklung treten nur bei Blaualgen auf, die sich durch Vielzellbildung vermehren; so werden bei Dermocarpaceen die großen Sporangien in 128 (oder mehr?) winzige Endosporen zerlegt (Abb. 37*g*). In den übrigen Fällen schwankt die Zellgröße wenig. Auch in den anatomisch höchst differenzierten Thalli von Blaualgen treten keine derartigen Größenunterschiede von Zellen auf wie etwa bei *Dictyota* oder *Ceramium*.

V. Membranbau

1. Allgemeines

Soweit bekannt, besitzen alle Blaualgenzellen eine Zellwand; unbehäutet sind nur die Endosporen der Chamaesiphonalen während ihrer Entstehung. Doch sind die Zellmembranen vieler Arten so zart, daß sie im Leben nicht erkennbar sind (kleinzellige Chroococcaceen, Oscillatoriaceen). Ihr Vorhandensein läßt sich jedoch auch dann durch Auflösung des Protoplasmas in Reagentien nachweisen; nach GOMONT (1882) bewährt sich hierfür 33 % oder 50 %ige Chromsäure. Mit Hilfe dieses Verfahrens konnte GOMONT bei einer großen Zahl von Arten aus den verschiedensten systematischen Gruppen zeigen, daß jede Zelle eine distinkte, dem Protoplasten unmittelbar anliegende, dünne, feste Zellhaut besitzt, die sog. „Eigenmembran". Dies gilt auch für jene Arten, deren Zellen in dicken Gallerthüllen eingebettet sind; es liegt hier also der Protoplast nicht, wie früher angenommen wurde, unmittelbar der Gallerte an.

Gallertige Membranen sind bei Blaualgen weit verbreitet. Anschauliche Beispiele für einzellige bzw. koloniebildende derartige Formen bilden die Gattungen *Gloeocapsa* und *Gloeothece* (Abb. 14). Bei der Teilung bleiben die Tochterzellen — ähnlich wie bei vielen Protococcalen — in der Hülle der Mutterzelle eingeschlossen, wodurch Ineinanderschachtelungen der Membranen zustande kommen. Die Einzelmembranen sind dabei oft auffallend geschichtet (Abb. 14*a*). Der Grad der Schichtung wie die Konsistenz der Hüllen wechselt stark mit den Außenbedingungen (BRUNNTHALER, BRAND, NOVÁCEK; Abb. 67).

Bei den fadenförmigen Blaualgen treten die Membranen in zwei grundsätzlich verschiedenen Ausbildungen auf. Der eine Typus, der für

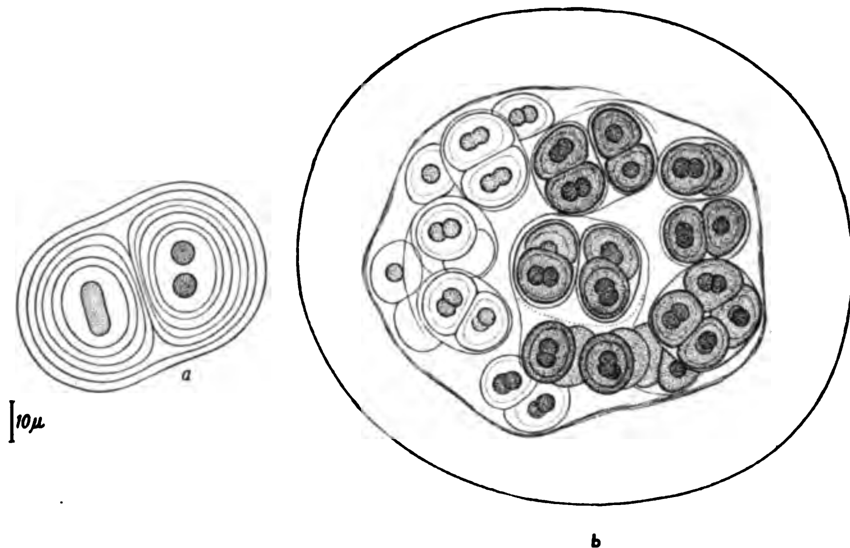


Abb. 14. Kolonien mit ineinandergeschachtelten geschichteten Gallertmembranen: *a* von *Gloeothece rupestris* var. *maior* (links vor, rechts nach der Teilung, die stäbchenförmigen Tochterzellen haben sich gedreht und sind im opt. Querschnitt sichtbar); *b* von *Gloeocapsa alpina*: die inneren Hüllenschichten sind im Leben violett gefärbt (im rechten Teil der Fig. durch Punktierung angedeutet). — *a* nach GEITLER und RUTTNER, *b* nach GEITLER.

die Gruppe der Chamaesiphonalen bezeichnend ist, gleicht im wesentlichen dem bei anderen Fadenalgen verwirklichten: die Zellen besitzen annähernd gleich dicke Längs- und Querwände, die Einzelzelle besitzt verhältnismäßig große Selbständigkeit im Fadenverband (Abb. 15*a*, *b*). Der zweite, für die Hormogonalen bezeichnende Typus stellt eine Eigentümlichkeit der Blaualgen dar: hier ist ein Zellfaden mit zarten Längs- und Querwänden (Eigenmembranen) vorhanden, der in einer hohlzylindrischen, allen Fadenzellen gemeinsamen Membranscheide steckt (Abb. 15*c*). Der Zellfaden ist — wenigstens in gewissen Zuständen — innerhalb der Scheide verschiebbar. Durch Schrumpfung hervorrufende Mittel (Formolfixierung, Austrocknung; Abb. 18*b*) schrumpfen nicht allein die Protoplasten, sondern die Eigenmembranen der Fadenzellen werden mitgenommen, so daß zwischen ihnen und der Scheide ein Zwischenraum

entsteht. Der Zellfaden ist also mit der Scheide nicht fest verwachsen und bildet mit ihr keine Einheit; wohl aber bilden die Fadenzellen untereinander eine Einheit, da die Protoplasten — im Gegensatz zum Chamaesiphonalen-Typus — durch Plasmodesmen miteinander zusammenhängen. Manche Hormogonalen (*Oscillatoria*, *Spirulina*) bilden zeitlebens nur unbescheidete Zellfäden. An solchen Formen oder auch an aus der Scheide ausgetretenen Zellfäden läßt sich feststellen, daß die zarten Eigenmembranen der Fadenzellen außerordentlich elastisch sind (CORRENS 1897, KOLKWITZ, G. SCHMID, ULLRICH). Die Dicke der Eigenmembranen ist oft sehr gering (bei *Nodularia spumigena* etwa 0,1—0,2 μ).

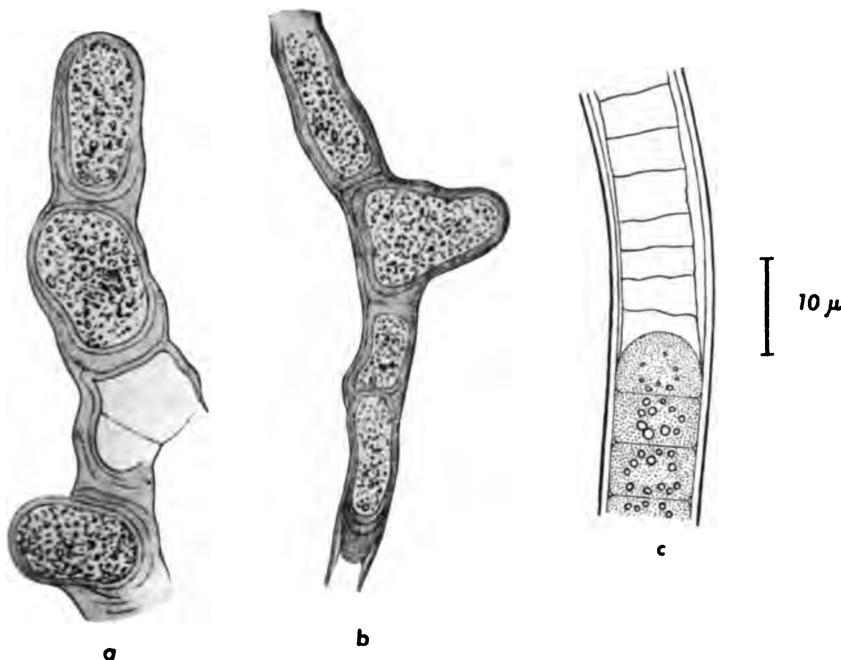


Abb. 15. Unterschiede im Fadenbau chamaesiphonaler (*a*, *b*) und hormogonaler Blaualgen (*c*). *a*, *b* *Hyella caespitosa*: die Zellen besitzen dicke Sondermembranen. *c* *Tolypothrix cucullata*: Zellfaden innerhalb der Scheide: aus dem oberen Teil des Zellfadens sind die Protoplasten ausgedrückt worden, man sieht die zarten, infolge des fehlenden Turgordrucks etwas zusammengefallenen Eigenmembranen. *a* 1090fach, nach GOMONT, *b* Original.

Die an sich große morphologische Mannigfaltigkeit der Scheidenbildungen wird durch die Wirkung von Außenbedingungen noch kompliziert. Es gibt sehr feste bis weich gallertige oder ganz verschleimende, sehr dünne und sehr dicke, farblose und gelb, braun, blau oder rot gefärbte Scheiden. Manche Scheiden erscheinen homogen, die meisten sind geschichtet; die Schichten laufen bei interkalar wachsenden Arten parallel, bei solchen mit Spitzenwachstum gegen den Scheitel divergierend (die Scheide ist dann aus Trichterstücken zusammengesetzt)[1]); in alten

---

[1]) BHARADWAJA meint, daß es parallel geschichtete Scheiden überhaupt nicht gibt, sondern daß in solchen scheinbaren Fällen die Divergenz nur sehr gering ist; dies gilt aber wohl nur für die von BHARADWAJA untersuchten Scytonemataceen, welche ausnahmslos Spitzenwachstum besitzen.

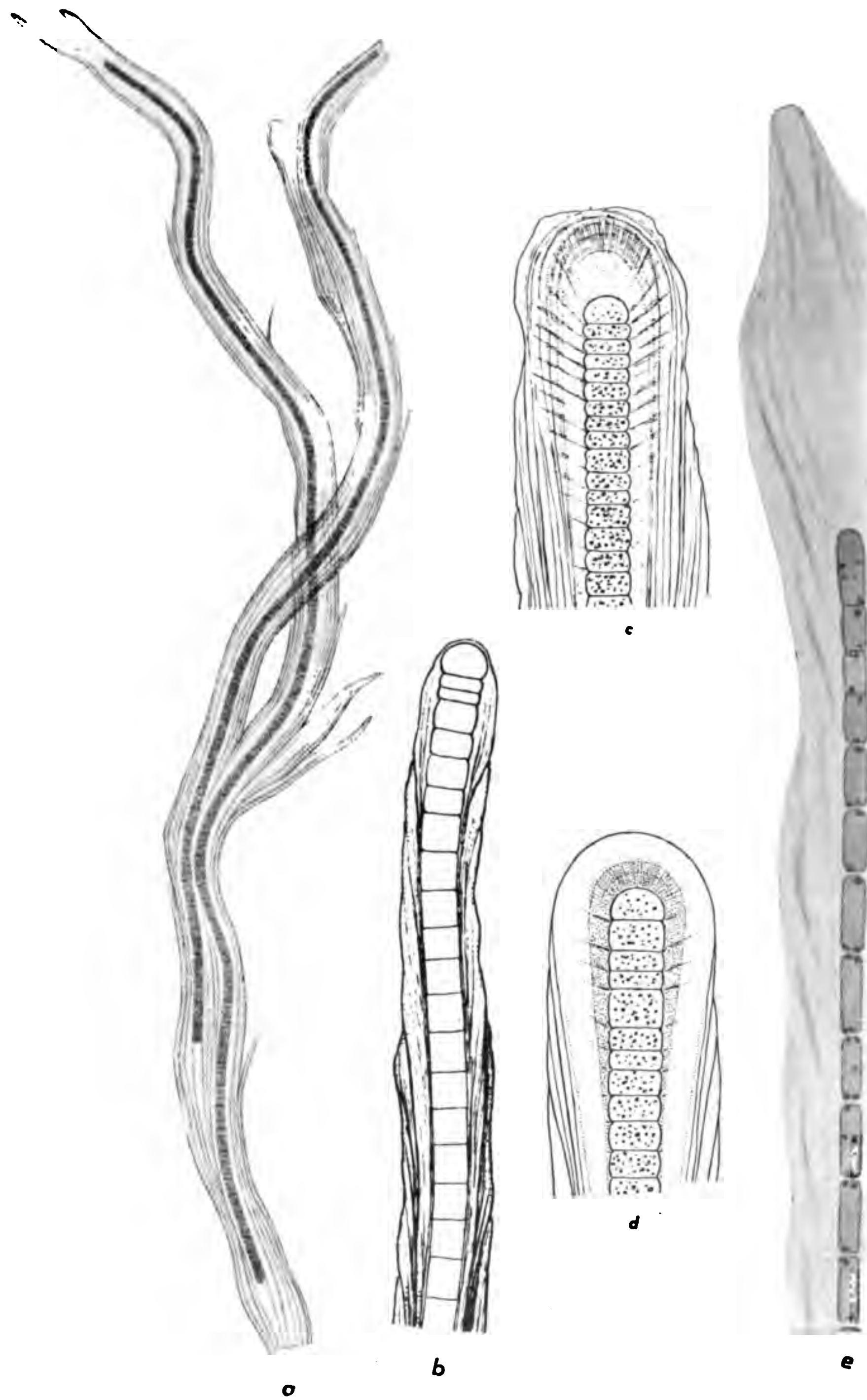


Abb. 16

Fadenteilen können die Schichten außen aufblättern („zerfaserte" Scheiden der Systematiker; Abb. 16, 17, 85, 87 u. a.).

Die „Quellungs"fähigkeit oder richtiger die Imbibitionsfähigkeit vieler gallertig ausgebildeter Blaualgenmembranen ist sehr beträchtlich. CORRENS (1889) fand bei *Gloeocapsa* eine Vergrößerung des Volumens



Abb. 16

Abb. 16. Bau der Membranscheiden bei Hormogonalen. *a Schizothrix rubella* (weite, zerfaserte Scheiden), *b Scytonema myochrous*, *c*, *d Petalonema velutinum* (divergierend geschichtet), *e Schizothrix fuscescens* (divergierend geschichtet, schleimig). — *a* nach GOMONT, *b*—*d* nach GEITLER, *e* nach GEITLER und RUTTNER. Abb. 16 *f*, *g Porphyrosiphon Notarisii*, mit parallel geschichteten, im Leben innen dunkel purpurn gefärbten Schichten. Nach GEITLER.

auf das 20fache. Auffallend sind die mit freiem Auge sichtbaren großen Gallertlager von *Nostoc commune* (Abb. 17*a*), die im eingetrockneten Zustand unansehnliche Häute darstellen, befeuchtet aber sich zu prallen Gallertklumpen vergrößern; ähnliche Thalli kommen bei vielen Chroococcaceen, bei Rivularien (Abb. 24, 87), *Nostochopsis* (Abb. 81) u. a. vor. In manchen Fällen scheint der Imbibitionsvorgang nach vollkommener Austrocknung nicht reversibel zu sein; viele Herbarpflanzen nehmen nach Befeuchtung nicht mehr genau das ursprüngliche Volumen an.

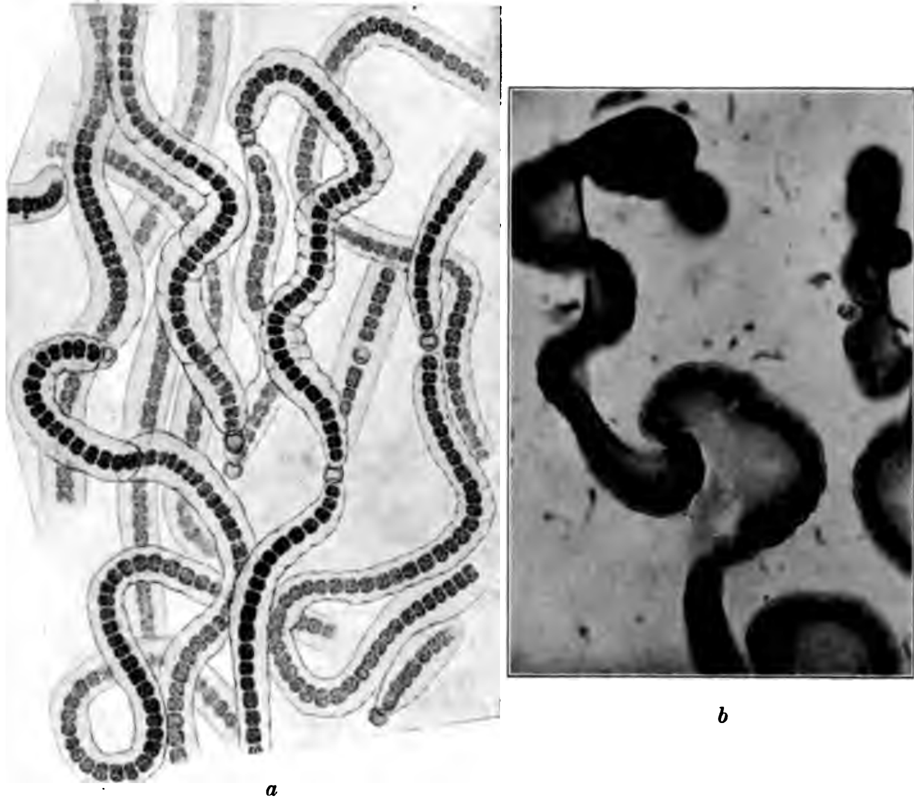


Abb. 17. Gallertscheiden von Hormogonalen. *a* Teil eines Thallus von *Nostoc commune*: die Zellfäden sind von „aufgeblasenen" Eigenscheiden umgeben und liegen außerdem in gemeinsamer Gallerte eingebettet. *b* *Anabaena circinalis*: planktonisch lebende, gewundene Fäden, die von einer homogenen Gallerte umgeben sind (die Gallertproduktion ist an den konkaven Stellen stärker!); die im Leben kaum sichtbare Gallerte wurde durch Rutheniumrot gefärbt. — *a* nach FLAHAULT, *b* Photo, Orig. von PASCHER.

Neben den eigentlichen ± festen Membranhüllen kommt nicht selten auch Bildung von sehr wasserreichem, ohne Verwendung von Tusche oder künstlicher Färbung meist nicht erkennbarem Schleim vor (Abb. 17*b*). Bei *Coelosphaerium* und *Synechococcus* (PERFILIEV) besitzt die Gallerte radiäre „Stäbchen"-struktur. In manchen Fällen handelt es sich wohl um sehr weitgehende Verschleimung oberflächlicher Membranschichten, doch kann wahrscheinlich auch Schleim durch die

Membran hindurch ausgeschieden werden; eingehende Untersuchungen über diese Vorgänge fehlen noch. Schleimausscheidungen durch die dünne Eigenmembran kommen anscheinend bei aktiv kriechenden Blaualgen (*Oscillatoria*, *Synechococcus*) vor. Mit Scheidenbildungen sind die ausgeschiedenen Schleime von *Oscillatoria* schon deshalb nicht gleichzusetzen, weil sie nicht rings um den Faden geschlossene Hohlzylinder darstellen, sondern an einer Seite (auf der der Unterlage zugekehrten) offen sind (NIKLITSCHEK).

G. SCHMID (1921) beschrieb in den Längswänden von *Oscillatoria* feine Poren (Abb. 19); ULLRICH (1926) konnte sie allerdings trotz sorgfältiger Nachuntersuchung nicht auffinden. Porensysteme fand auch PERFILIEV in den Membranen von *Synchococcus aeruginosus* nach Behandlung mit Eau de Javelle. Die Poren sind hier gleichmäßig über die ganze Oberfläche verteilt. Nach CORRENS (1897) lassen sich in den Längswänden von *Oscillatoria* nach Verdauung in Pepsin-HCl und Behandlung mit Chromsäure, Kalilauge und Färbung mit Karbolfuchsin Netzstrukturen erkennen; die Maschen des Netzes sind in zwei in spitzem Winkel sich kreuzenden Reihensystemen angeordnet.

Viele Membranhüllen sind gefärbt. Am häufigsten sind gelbe bis braune Farbentöne, doch kommen auch lebhaft rote, violette, blaue oder fast schwarze Färbungen vor. Die Eigenmembran und junge Membranen scheinen immer farblos zu sein, die Farbstoffbildung setzt anscheinend erst einige Zeit nach der Membranbildung ein (BHARADWAJA). Die ältesten (äußersten) wasserreichsten Schichten sind dagegen meist wieder schwächer gefärbt oder farblos (Abb. 14*b*). Die gelben oder braunen Farbstoffe werden mit NÄGELI als Scytonemin, die roten bis blauen als Gloeocapsin bezeichnet; sie sind nicht näher untersucht. Das Gloeocapsin färbt sich in HCl rot, in Kalilauge blau oder blauviolett; das Scytonemin wird in HCl spangrün, in Kalilauge gelb, in Chlorzinkjod färbt es sich nach CORRENS grauviolett und täuscht dadurch oft Zellulosereaktion vor. Diese Farbstoffe stellen eine Eigentümlichkeit der Blaualgen dar. KYLIN (1927) fand in der Scheide von *Calothrix scopulorum* zwei braune Farbstoffe, die er Fuscochlorin und Fuscorhodin nannte.

Das Auftreten der Membranfarbstoffe ist spezifisch; so können z. B. *Gloeocapsa*-Arten mit roten Hüllen keine blau- oder braungefärbten Hüllen bilden, Arten mit braunen Hüllen keine roten oder blauen usw.; manchen Arten fehlt das Vermögen zur Farbstoffbildung überhaupt.

Die Farbstoffe durchtränken die Membranen bzw. bestimmte Membranschichten oft anscheinend gleichmäßig; in anderen Fällen erscheinen deutlich körnige „Niederschläge“ (vgl. z. B. KOLKWITZ 1897; Abb. 67). Die Ausbildung erfolgt in deutlicher Abhängigkeit vom Licht: je stärker die Belichtung, desto stärker die Pigmentierung. Besonders hochalpine Formen sind stark pigmentiert. Häufig sind einseitig beleuchtete Pflanzen nur an der Lichtseite gefärbt; ob es sich tatsächlich um einen Lichtschutz handelt, wie anzunehmen ist, bleibt genauer zu untersuchen.

Kompliziertere anatomische Ausgestaltungen der Membran fehlen den Blaualgen, wenn man von den in einigen Fällen vorhandenen Poren absieht. Festsitzende einzellige Chamaesiphonalen bilden kleine Haftscheiben; am Scheitel der Sporangien von *Clastidium* wird eine lange Gallertborste gebildet.

2. Wachstum

Hauptsächlich durch die gründlichen Untersuchungen von CORRENS (1889) wurde erwiesen, daß die Blaualgenmembran durch Apposition und Intussuszeption wachsen. Dies gilt sowohl für die Hüllen einzelliger und koloniebildender Arten, wie für die Scheiden fadenförmiger Typen. Das Appositionswachstum ist ohne weiteres an der Schichtung zu erkennen; das Intussuszeptionswachstum konnte erst durch mühevolle Versuche und Berechnungen nachgewiesen werden. Wie CORRENS

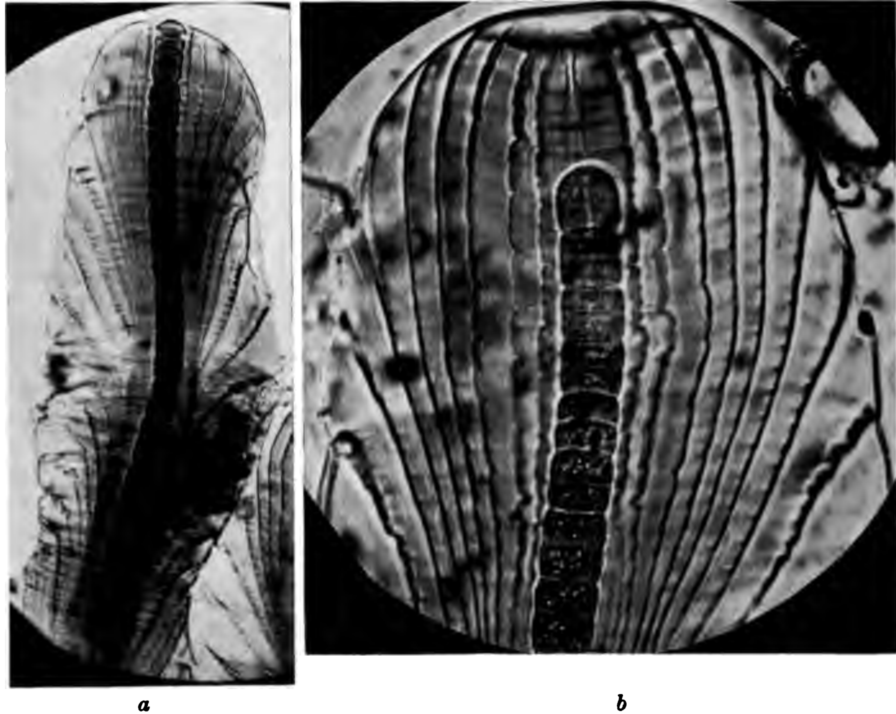


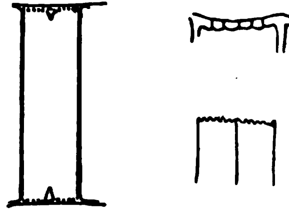
Abb. 18. Membranscheiden von *Petalonema alatum*; das wachsende Fadenende scheidet trichterförmige Membranschichten ab, welche durch Intussuszeption weiterwachsen: die Kerbung der Schichten entspricht ursprünglichen Zellgrenzen. In *b* ist der Zellfaden infolge von Schrumpfung etwas vom Scheitel zurückgezogen. — *a* ca. 220fach, *b* ca. 600fach. — Herbarmaterial; Photo, nach GEITLER.

an *Gloeocapsa* und *Petalonema* (Abb. 18) zeigte, vergrößern ältere Schichten, die durch jüngere vom Protoplasten getrennt sind, ihr Volumen nicht nur durch Wasseraufnahme (Quellung), wie man früher angenommen hatte, sondern durch echtes Wachstum unter Einlagerung von organischer Substanz (neben Aufnahme von Wasser). In Fällen, wo dicke, gallertige Membranhüllen außen von einem dichteren „Oberhäutchen" überzogen sind, wächst auch dieses durch Intussuszeption in die Fläche. Daß ältere, äußere Schichten wasserreicher als die inneren sind, kommt dadurch zustande, daß sie durch die Tätigkeit des Protoplasmas wasserreicher gebildet werden; es handelt sich also nicht um eine

rein physikalische Quellung; die übliche Ausdrucksweise „verquellende Membranen“ in Artbeschreibungen ist mißverständlich. Tatsächliche Verquellungen können außerdem bei manchen Arten vorkommen (z. B. bei *Phormidium*)[1]).

Im einzelnen bleibt noch manches zu untersuchen. Der komplizierte Bau der Scheiden von *Petalonema alatum* (Abb. 18) mit ihren ineinandersteckenden Trichterstücken, die in bestimmter Weise gestaltet sind, ist

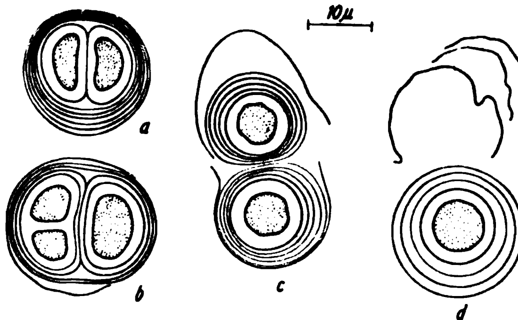
Abb. 19. Membranporen in den Längswänden von *Oscillatoria Jenensis*; links nach Behandlung mit Jodjodkali und H_2SO_4, rechts nach Einwirkung starker Chromsäure (rechts unten der Protoplast, der mit kleinen, in die Poren hineinragenden Zipfeln besetzt ist). Nach G. Schmid.



noch nicht restlos geklärt. Die Divergenz der Schichten hängt jedenfalls mit dem ausgesprochenen Spitzenwachstum zusammen. Jeder Trichter zeigt außerdem die „Abdrücke“ der Fadenzellen, die das betreffende Membranstück gebildet haben. Eigentümlicherweise sind die Scheiden im Querschnitt nicht kreisrund, sondern elliptisch; der Zellfaden bildet also in bevorzugten Richtungen Scheidensubstanz. Grundsätzlich gleich gebaut sind wohl die Scheiden mancher *Scytonema*- und *Schizothrix*-Arten (Abb. 16*b*, *e*). Andere kompliziert gebaute Scheiden, wie die mancher *Stigonema*-Arten und von *Petalonema velutinum* (Abb. 16*c*, *d*) wurden noch nicht untersucht.

Vor allem unklar ist die Art der Bildung der Scheidensubstanz außerhalb der Eigenmembran des Zellfadens. Wie erwähnt, stellen die

Abb. 20. Kolonien von *Chroococcus schizodermaticus* var. *incoloratus*: *a* zweizellig, mit mehrfacher Schichtenbildung der Membranhülle; *b*—*d* Stadien des Abwerfens der äußeren Schichten. Nach Geitler u. Ruttner.



Längswände des Zellfadens nicht einfach die innerste Scheidenschichte dar; der Zellfaden ist vielmehr innerhalb der Scheide frei beweglich, also nicht fest verwachsen. Es hat danach den Anschein, daß die Scheidensubstanz durch die Eigenwände des Zellfadens hindurch abgeschieden wird (Gomont 1888, Lemmermann).

[1]) Partielle Verschleimungen ereignen sich naturgemäß bei dem Sichöffnen von Sporangien, bei der Sporenentleerung, beim Sichöffnen von Scheiden vor dem Austritt von Hormogonien usw.

Das Intussuszeptionswachstum älterer Membranschichten kann früher oder später zum Stillstand kommen. Es entstehen dann, besonders bei koloniebildenden Chroococcaceen mit ineinandergeschachtelten Hüllen, oft auffallende Bilder, wenn die ältesten nicht mehr mitwachsenden, sondern anscheinend nur gedehnten und entsprechend dünnen Schichten gesprengt und abgestreift werden (Abb. 20, 34 links oben). Es scheint, daß solche Formen den älteren Untersuchern (STRASBURGER, SCHMITZ) vorgelegen haben, die Intussuszeptionswachstum überhaupt leugneten und sich solche Kolonien allein durch Apposition entstanden dachten. Auch bei fadenförmigen Arten können die äußeren Scheidenschichten „absterben"; bei lebhaftem Wachstum des Zellfadens werden sie dann durchbrochen. Auch das früher erwähnte „Aufblättern" der Scheidenschichten deutet an, daß diese Teile nicht mehr unter dem Einfluß des Protoplasten standen.

3. Chemische Beschaffenheit

Während ältere Untersucher (HEGLER 1901, KOHL 1903) meinten, daß in den Zellwänden und vor allem in der dünnen Eigenmembran



Abb. 21. Zellfaden von *Oscillatoria Jenensis* nach Pepsin-HCl-Verdauung im Polarisationsmikroskop: allein die infolge Zelluloseeinlagerung doppelbrechenden Querwände sind sichtbar; die verschiedene Stärke der Lichtbrechung entspricht dem Teilungsrhythmus (interkalares Wachstum): jede 4. bzw. 8. Querwand leuchtet stärker auf. Nach ULLRICH.

Chitin vorhanden wäre, scheint es nach den neueren Untersuchungen von KLEIN, MAMELI, PANINI, ULLRICH und BHARADWAJA, daß Chitin ausnahmslos fehlt[1]). Die Grundsubstanz der Membranen bilden wohl allgemein Pektine. Die Membranen von *Oscillatoria* bestehen nach ULLRICH (1929) aus pektinähnlichen Hemizellulosen; in den Querwänden ist außerdem Zellulose eingelagert (Abb. 21). Zellulose findet sich ferner in verschiedenen Mengen in den Scheiden mancher Arten und immer in der Wandschicht der Heterocysten.

Allerdings dürften die meisten neueren Untersucher nur die Scheiden- und Hüllenbildungen, nicht aber die dünne Eigenmembran der Zellfäden untersucht haben, die methodisch schwieriger zu behandeln ist. Die chemische Beschaffenheit der Eigenmembran weicht jedoch, wie die alten Angaben GOMONTS und HEGLERS zeigen, vielleicht nicht unerheblich von der der Scheiden und Hüllen ab.

[1]) Dies meinte auch schon LEMAIRE (1901).

4. Tüpfelbildungen und Plasmodesmen

Bei jenen fadenförmigen Blaualgen, welche eine Differenzierung in Zellfaden und Scheide besitzen (Hormogonales), stehen die Zellen durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung; die Querwände sind also perforiert. Die Plasmodesmen hat KOHL zuerst einwandfrei nachgewiesen,

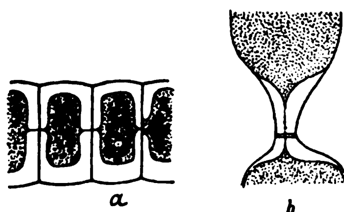


Abb. 22. Plasmodesmen von *Tolypothrix lanata*. *a* Teil eines Zellfadens mit heißem Karbolfuchsin behandelt; die Protoplasten sind geschrumpft, die Verbindungen zu Fäden ausgezogen; *b* Querwand mit Plasmaverbindung, stärker vergr. (Pyoktaninschwefelsäuremethode). Nach KOHL, umgezeichnet.

nachdem ihr Vorhandensein schon von BORZI erschlossen worden war. Das Verfahren KOHLS besteht darin, lebende Fäden in Karbolfuchsin (6 ccm ges. alk. Fuchsinlösung + 100 ccm 3 %iger Karbollösung) einige

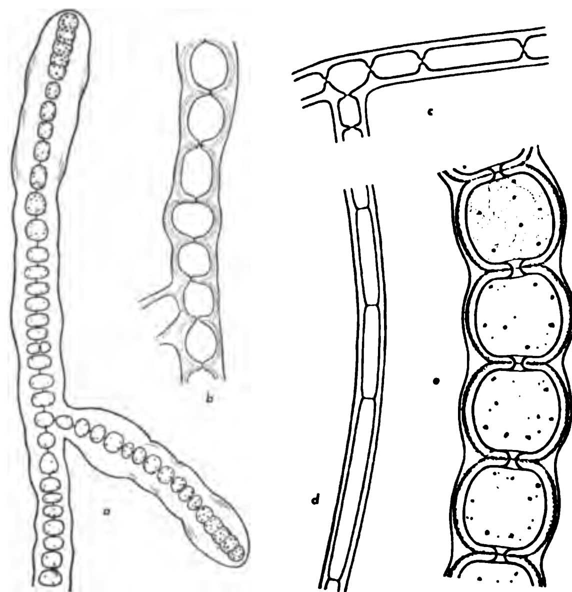


Abb. 23. Tüpfelbildungen in den Querwänden von Stigonemataceen. *a Stigonema hormoides* var. *crassivaginatum*; oben und rechts je ein endständiges, 5zelliges Hormogonium (in den Hormogonien bleiben die Querwände unverdickt). *b Fischerella replans*, alter Fadenteil. *c*, *d Hapalosiphon fontinalis*; *d* stellt den mittleren Teil des in *c* beginnenden Seitenastes dar (in ihm sind die Querwände noch unverdickt). *e* alter Fadenteil von *Doliocatella formosa*. — *b* ca. 1000fach, die anderen ca. 500fach; *c*, *d* Orig., die anderen nach GEITLER und RUTTNER; Formolmaterial.

Male bis zur Dampfentwicklung zu erhitzen, sofort in Wasser abzukühlen und zu betrachten. So behandelte Fäden lassen dann zwischen den geschrumpften Protoplasten je einen zarten plasmatischen Verbindungsstrang erkennen (Abb. 22). Nach G. SCHMID (1921) sind bei *Oscillatoria*

die Querwände siebartig durchlöchert und von zahlreichen Plasmodesmen durchzogen. Hierüber sind wohl weitere Untersuchungen nötig.

Der Nachweis der Plasmodesmen gelingt in manchen Fällen nur schwer oder auch gar nicht. Daß jedoch Plasmodesmen bei allen Hormogonalen vorkommen, ergibt sich aus folgenden Tatsachen. Bei Formen, deren Querwände dick werden (viele Stigonemataceen), lassen sich in ihrer Mitte auffallende Tüpfel beobachten, die von einer sehr dünnen Membran, wohl der primären, unverdickt gebliebenen Querwand, durchzogen sind. Bei natürlicher und künstlicher Kontraktion der Protoplasten haften diese dann im Tüpfel (Abb. 23). Die eigentlichen Plasmodesmen würden das im Tüpfel quergespannte Häutchen durchziehen. Ähnliche Tüpfel treten regelmäßig in den Querwänden der Heterocysten auf, die bei der Mehrzahl der Hormogonalen vorhanden sind (Abb. 61, vgl. auch Abb. 57). Für das Vorhandensein von Plasmodesmen auch in jenen Fällen, wo man sie nicht sehen kann, spricht auch die Kriechbewegung der Hormogonien, die eine entsprechende Reizleitung zwischen den Zellen voraussetzt.

In alten Fadenabschnitten können die plasmatischen Verbindungen aufgehoben werden; die Zellen bilden dann dicke Spezialhüllen (Abb. 50, unten). Dieser Vorgang spielt sich regelmäßig bei der Reifung der Dauerzellen und beim Altern der Heterocysten ab (Abb. 57).

Es scheint, daß nur primäre Plasmodesmen vorkommen. Das Auftreten sekundärer wäre vielleicht in den vielreihigen Fäden mancher *Stigonema*-Arten zu erwarten (Abb. 50, oben), die aber in dieser Hinsicht noch nicht untersucht wurden.

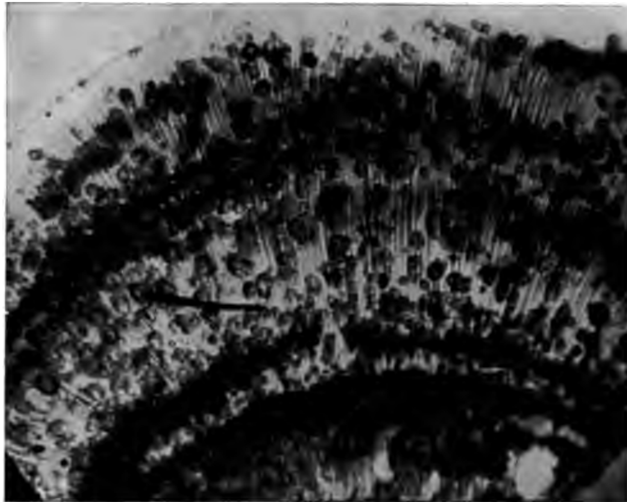
Jene fadenförmigen Blaualgen, die nicht in Zellfaden und Scheide differenziert sind (Chamaesiphonalen), besitzen keine Plasmodesmen (Abb. 15 *a*, *b*); diese Formen bilden auch keine Hormogonien. Ebenso fehlen Plasmodesmen bei koloniebildenden Chroococcalen.

5. Kalk- und Eiseneinlagerung

Die Membranhüllen mancher Blaualgen erhalten oft ein auffallendes Aussehen durch Kalkeinlagerungen. Es ist lange bekannt, daß sich gerade unter den Blaualgen viele Typen befinden, die das Vermögen besitzen, aus Ca-Bikarbonatlösungen Kalk zu fällen (Tuffe, Sinter, Travertine!). Der physiologische Vorgang ist nicht restlos aufgeklärt; die geläufige Vorstellung, daß der Entzug der Assimilationskohlensäure die Ursache der Kalkfällung ist, reicht nicht zur Erklärung aller Eigentümlichkeiten hin. Das Zusammenspiel der Beschaffenheit der Membranen bzw. Gallerten, arteigentümlicher Merkmale und rein physikalischer Bedingungen ist noch unklar. In manchen Fällen scheint es, daß die Kalkfällung nicht oder nicht ausschließlich durch die betreffende Blaualge hervorgerufen wird, sondern daß in den Membranen lebende kalkfällende Bakterien mitbeteiligt sind (über die Biologie, Physiologie und Ökologie vgl. Tilden 1920, Prát, Pia, Thunmark).

In anatomischer Hinsicht läßt sich feststellen, daß die Kalkbildung meist in gallertigen Membranen erfolgt. Anschauliche Beispiele bieten die Thalli mancher *Rivularia*-Arten. Sie bestehen aus zahlreichen radial angeordneten Fäden mit dicken, außen gallertigen Scheiden. In der Membrangallerte bilden sich kleinere oder größere Kristalle und Drusen, und zwar wahrscheinlich je nach der jahreszeitlichen Intensität des

›schiedener Menge, wodurch der Thallus konzentrisch (Abb. 24). In alten Thallusteilen kann die Kalkab- ächtlich werden, daß die Fäden gänzlich von Kalk en und absterben. Ähnliche Bildungen kommen bei *midium*- und anderen Arten vor. Von *Scytonema* *›hanothece Castagnei* beschrieb THUNMARK jahreszeitlich . Wie sich aus kleinen, an den Fadenscheiden abge- ›n allmählich Drusen und schließlich mächtige Sinter- t COHN genauer für *Mastigocladus laminosus*, die Alge ›rudels, geschildert.



b

im Thallus von *Rivularia haematites*. *a* Lager in nat. Gr., ange- zentrische Schichtung im Innern zu zeigen; *b* Vertikalschnitt bei ıg: man sieht die radial angeordneten Zellfäden, in den Gallert- che Kalzitkristalle. — Aus BREHM, Einf. in die Limnologie.

gentümlich ist die Kalkabscheidung des in feuchter *tonema Julianum*. Diese Alge bildet Rasen von auf- Fäden, die von einer festen, kaum gallertigen Membran- sind. Auf der Oberfläche der Scheide, also frei in ıtstehen dicht nebeneinander mit ihren langen Achsen ›rfläche (radial in bezug auf den Faden) eingestellte ›hließlich eine dichte, körnig erscheinende Kalkröhre lden (Abb. 25). Die genaue Untersuchung zeigt, daß :elette von trigonalen Kalzitkristallen handelt. uf die Scheide, also in der Richtung der langen Kristall- lreistrahlige Sterne mit um 120° gegeneinander ver- jeder Strahl ist der optische Schnitt durch eine Lamelle, ıtung einer der drei Seitenachsen entwickelt hat. Diese ı Anordnung der Kriställchen und ihrer teilweise un- sbildung bei Beobachtung in Wasser nicht immer

deutlichen Eigentümlichkeiten werden gut erkennbar, wenn man die Scheiden in Kanadabalsam einbettet und im Polarisationsmikroskop betrachtet[1]).

Die Skelettausbildung bei *Scytonema Julianum* deutet darauf hin, daß diese Kristalle sehr schnell gewachsen sind. An anderen Freilandpflanzen wurde die Kristallbildung noch nicht näher untersucht. Eine eingehende mineralogische Untersuchung liegt nur von ULRICH für kultivierte, Travertine bildende Phormidien vor. Es zeigte sich, daß die Außenbedingungen nicht unwesentlich die Ausbildung der Kristalle beeinflussen. Bei Temperaturen von 15—22° C wird $CaCO_3$ in rhomboedrischer Form abgeschieden. Aragonit und Vaterit wurden niemals beobachtet. In wässeriger Nährlösung und auf dünnflüssigem Agar entstehen säulenförmige Kristalle mit negativer Längsachse, die parallel zur Längsrichtung auslöschen. Auf dickerem Agar (1,5 %) entstehen dick-scheibenförmige Kristalle mit positivem Zonencharakter. Bei Verwendung von $Ca(NO_3)_2$ statt $CaCl_2$ in der Nährlösung entstehen auf 1,5 %igem Agar gewöhnlich isodiametrisch ausgebildete Kristalle, manchmal auch Sphärite. — Nach diesen Ergebnissen ist es zu erwarten, daß auch im Freien die Kalkabscheidung einer Art im einzelnen sehr verschieden ausfallen wird.

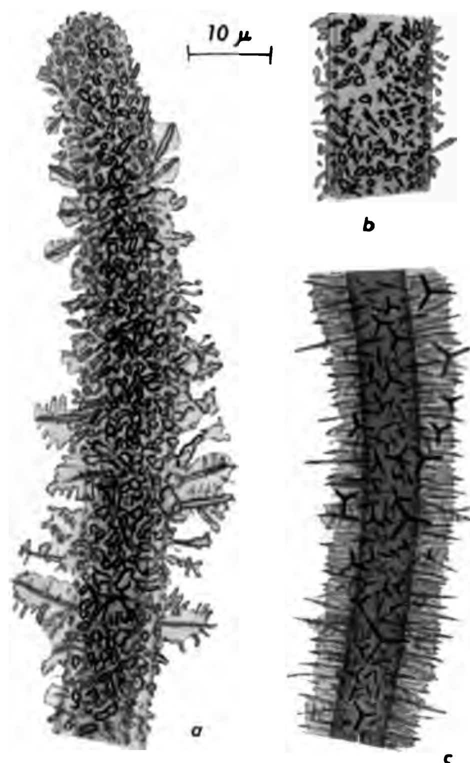


Abb. 25. Kalkinkrustation von *Scytonema Julianum*; Kristallskelette auf der Oberfläche der Scheide. *a* Fadenende mit starker, *b* Fadenstück mit schwacher Inkrustation; beide in Wasser beobachtet; *c* Fadenstück mit starker Inkrustation in Kanadabalsam beobachtet. Kombinierte Oberflächen- und Längsschnittbilder. Orig.

Viel seltener als Kalkniederschläge sind Eiseninkrustationen der Membranen. Der wie auch bei anderen Organismen im wesentlichen wohl aus Eisenoxydhydrat bestehende Niederschlag verleiht an sich farblosen Membranen und Gallerten eine gelbe bis braune Färbung, die bei feiner Verteilung des Niederschlags mit der durch Scytonemin hervorgerufenen Färbung verwechselt werden kann; bei starker Inkrustation sind die Niederschläge schon morphologisch erkennbar (Abb. 26).

[1]) Die mineraloptische Untersuchung verdanke ich Herrn TONI RUTTNER.

Die bekannteste Eisenblaualge ist *Lyngbya ochracea*, eine Fadenalge mit Eiseneinlagerung in der Scheide[1]). Ähnlich sieht *Lyngbya ferruginea* aus (Abb. 26*a*).

Besonders mächtig werden die Eisenniederschläge in den gallertigen Membranhüllen von *Paracapsa siderophila*; die Art bildet große mit freiem Auge sichtbare vererzte Thalli (NAUMANN 1924). Bei manchen *Chamaesiphon*-Arten sind die jungen Membranen durch mäßige Eiseneinlagerungen gelb bis braun gefärbt; im Alter werden sie durch kräftige Anlagerung rauh (Abb. 26*b*; STARMACH, FRITSCH 1929). Eisenspeicherung kommt ferner häufig bei *Aphanocapsa-*, *Aphanothece-*, *Scytonema-* und *Tolypothrix*-Arten und bei *Lyngbya Martensiana* (NAUMANN 1921) vor.

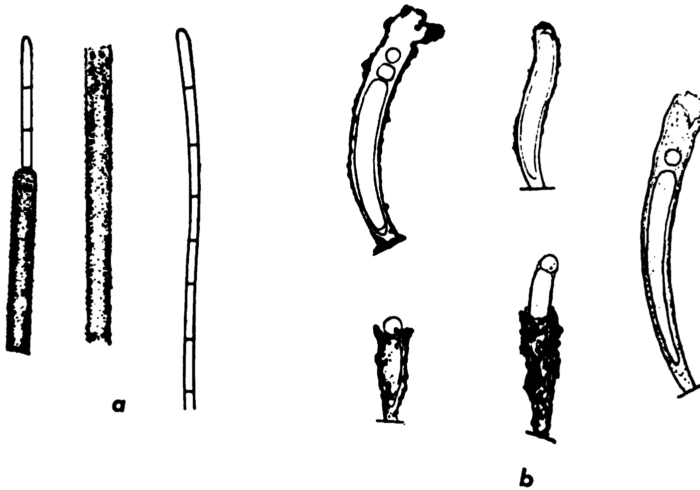


Abb. 26. Beispiele von Blaualgen, die in den Membranen Eisen speichern. *a Lyngbya ferruginea*: links aus der mit Fe inkrustierten Scheide austretender Zellfaden, Mitte Scheide, rechts Zellfaden allein. *b* Sporangien von *Chamaesiphon siderophilus*, auf der Sporangiumwand Eisenniederschläge; im Bild rechts ein Sporangium ohne auffallende Krustenbildung, die Membran braun gefärbt. — *a* nach G. S. WEST aus TILDEN, ca. 1100fach, *b* nach STARMACH, ca. 900fach.

D. Formwechsel

I. Teilung und Wachstum

1. Zweiteilung

Wie bei allen Organismen ist auch bei den Blaualgen das Grundphänomen des Formwechsels die äquale Zweiteilung. Sie erfolgt ausnahmslos als Furchung: der Protoplast zerlegt sich unter Bildung einer zentripetal vordringenden Ringfurche in zwei gleich große Teile (Abb. 27, 28, 30, 31). Mit der Teilung des Protoplasten ist immer (ab-

[1]) E. NAUMANN hält *Lyngbya ochracea* für identisch mit der Eisenbakterie *Leptothrix ochracea*; die lebenden Zellen von *Lyngbya ochracea* sind jedenfalls deutlich blaugrün gefärbt.

gesehen von der Vielzellbildung in Endosporangien) Membranbildung verbunden: die einschneidende Furche wird nicht nur von den Oberflächen der Teilprotoplasten gebildet, sondern ist von Membransubstanz erfüllt, die als ein an seinem inneren Rand weiterwachsender Ring erscheint. Die Teilung ist also mit Querwandbildung verbunden. Endogene Zweiteilung im strengen Sinn, d. h. Protoplastenteilung innerhalb der Mutterzellwand ohne Beteiligung derselben kommt nicht vor; doch verlaufen viele Teilungen im weiteren Sinn endogen insofern, als sich nur die innersten Membranschichten, nicht aber die äußeren mitdurchteilen; es kommen dadurch die bekannten Ineinanderschachtelungen der Membranen in Kolonien zustande.

Die geschilderte Art der Zweiteilung wurde oft so dargestellt, als ob die heranwachsende Querwand den Protoplasten durchschneiden würde. Diese Ausdrucksweise ist bestenfalls bildlich richtig. In Wirklichkeit handelt es sich zweifellos um einen aktiven Furchungsvorgang des Protoplasten, wobei gleichzeitig, aber die Durchschnürung nicht bedingend, Membranbildung erfolgt.

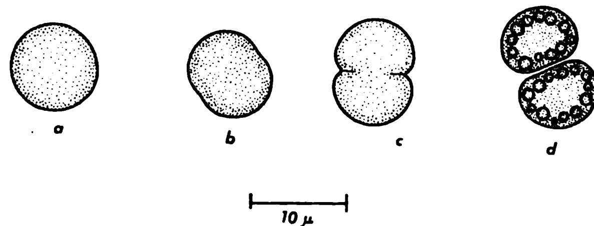


Abb. 27. Aufeinanderfolgende Stadien der Zellteilung von *Synechocystis crassa* var. *maior* (in *d* Cyanophycinkörnchen). Genaue Zeichenapparatskizze nach Formolmaterial. Nach GEITLER und RUTTNER.

In manchen Fällen kann man beobachten, daß das Chromatoplasma entlang der vordringenden Furche bzw. des Membranrings weiterwächst (Abb. 28*c*, *d*). Solche Teilungen verlaufen anscheinend sehr langsam. Bei manchen fadenförmigen Blaualgen kann bei hoher Teilungsfrequenz das Chromatoplasma vielleicht „zerschnürt" und erst nachträglich gebildet werden. Genaue kontinuierliche Lebendbeobachtungen des Teilungsvorgangs fehlen noch. Es scheint, daß die Teilungen auf einem beliebigen Stadium „stecken bleiben" und später wieder fortgesetzt werden können (FISCHER).

Die Teilung beginnt in räumlich nicht behinderten Zellen wohl allgemein mit der Bildung einer sehr seichten (flachen) Ringfurche, wodurch die Zellen ein „biskuitförmiges" Aussehen erhalten (Abb. 27*b*, 30*b*). Zu diesem Zeitpunkt sind kugelige Zellen in der Teilungsrichtung etwas verlängert. Daran schließt sich ziemlich unvermittelt die eigentliche Querwandbildung (Abb. 28 *b*–*d*). In Wirklichkeit ist die Querwand wohl immer doppelt, also eine Einfaltung der Längswände. Die Tochterzellen lösen sich daher gleichmäßig und mühelos voneinander (Abb. 27, 28)[1]).

[1]) Eine nachträgliche Spaltung einer einheitlichen Membrananlage ist aus allgemeinen cytologischen Gründen kaum annehmbar. Das durchgehende Prinzip besteht in der Bildung von Plasmaoberflächen, die sich behäuten. Jede — zukünftige — Tochter-

Bei *Oscillatoria Jenensis* hat G. Schmid (1921) eigenartige, vielleicht mit der Furchungsteilung in bestimmter Beziehung stehende Strukturen als „Ringschwielen" beschrieben. Es handelt sich um Ringleisten an den Längswänden, die in der ruhenden Zelle in der Einzahl, in sich teilenden zu zweien vorhanden sind. Bei plasmolytischer Kontraktion des Protoplasten erscheinen sie im optischen Schnitt bald als nach innen vorspringende Höcker der Längswand, bald als oberflächliche Ausstülpungen des Protoplasten.

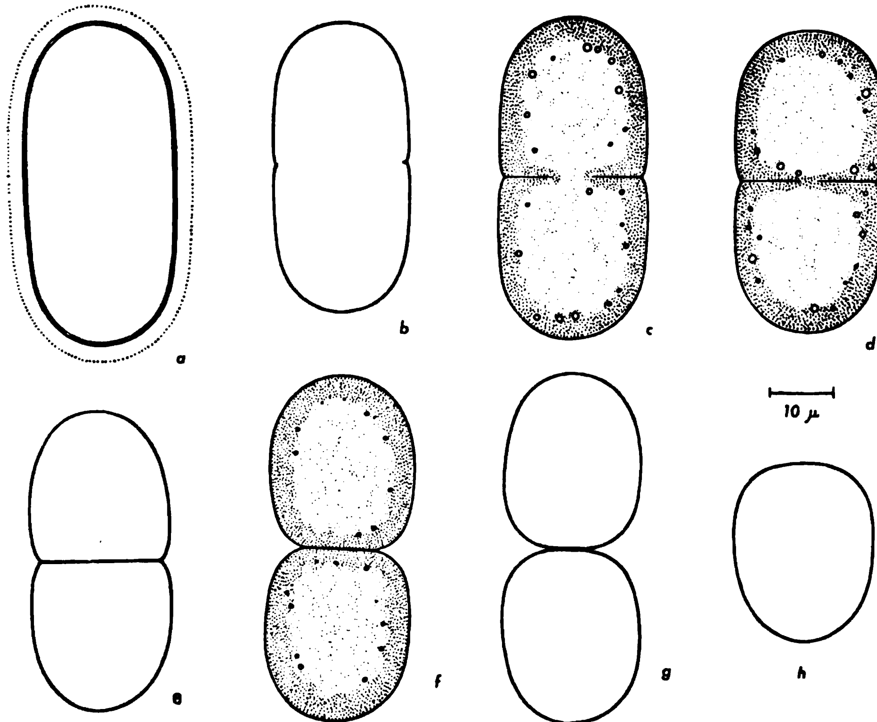


Abb. 28. Aufeinanderfolgende Stadien der Zellteilung von *Synechococcus maior*. In *a* ist die Zellwand und die Gallerthülle eingezeichnet, in den anderen Figuren ist die Zellwand nur als einfache Linie dargestellt; in *c*, *d*, *f* ist auch das Chromato- und Centroplasma eingezeichnet. — Genaue Zeichenapparatskizze nach dem Leben; Orig.

Das allgemeine Problem, in welcher Beziehung bei den Blaualgen Teilung und Wachstum stehen, läßt sich zurzeit nicht in exakter Weise behandeln, da darauf gerichtete Untersuchungen noch nicht angestellt wurden. Immerhin ergeben vergleichende Beobachtungen eine gewisse Vorstellung, die zum Teil mit dem bei anderen Algen Bekannten übereinstimmt, zum Teil Eigentümlichkeiten der Blaualgenorganisation betrifft.

---

zelle scheidet also wohl an ihrer Oberfläche in der Furche ihren Anteil an der Querwand ab. Die künstliche Spaltung junger Querwände wurde noch nicht versucht; experimentelle protoplasmamechanische Untersuchungen der Zellteilung fehlen für die Blaualgen überhaupt.

Die Beobachtung von Arten wie *Synechococcus* zeigt, daß im großen und ganzen ein regelmäßiger Wechsel zwischen Teilung und Wachstum vorhanden ist (Abb. 28). Die Zellen sind zu Beginn der Teilung durchschnittlich doppelt so lang wie die Tochterzellen unmittelbar nach der Teilung. Ob nicht auch während der Teilung, die anscheinend langsam verläuft, ein geringfügiges Wachstum stattfindet, bleibt zu untersuchen. Bei *Synechocystis* scheint dies nach Abb. 27 der Fall zu sein, da die unmittelbar entstandenen Tochterzellen etwas größer als die halbe Mutterzelle sind. Ähnlich dürfte sich *Chroococcus turgidus* verhalten (Abb. 30).

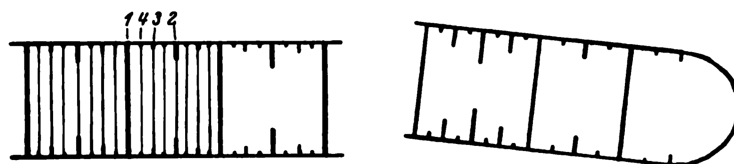


Abb. 29. Zellteilungen von *Oscillatoria Borneti*. Fadenstück und Fadenende im optischen Längsschnitt, in den zwei Zellen links ist das Oberflächenbild der jungen, noch nicht geschlossenen Querwände dazugezeichnet. Die Ziffern bezeichnen das Alter der Querwände bzw. der Querwandanlagen. — Lebend, nach GEITLER.

Der Wechsel zwischen Teilung und Wachstum kann unter gewissen Bedingungen völlig verwischt werden. Dies zeigen besonders auffallend manche *Oscillatoria*-Arten. In solchen Fällen sind sämtliche Zellen eines

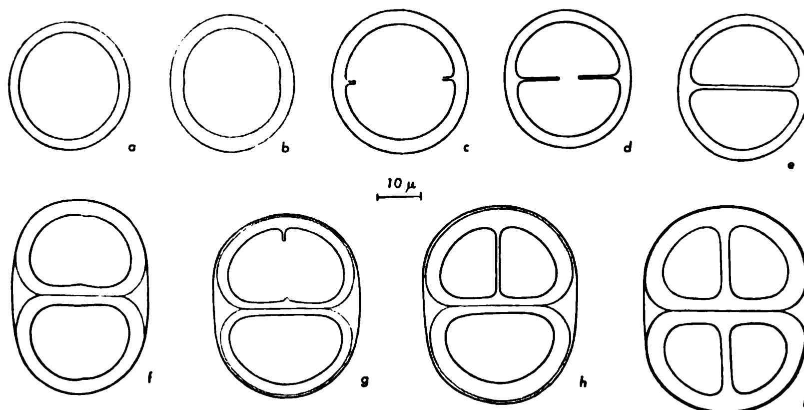


Abb. 30. Aufeinanderfolgende Stadien der Zellteilung (Koloniebildung) von *Chroococcus turgidus*: *a* Einzelzelle mit gallertiger Membran, *i* vierzellige Kolonie. — Genaue Zeichenapparatskizze nach dem Leben; Orig.

Fadens in Teilung und die nächste Teilung oder sogar die übernächste beginnt, bevor die vorhergehende zu Ende geführt ist (Abb. 29). Es gibt hier also, während der Faden wächst, überhaupt keine ruhenden Zellen. Das Wachstum wurde im übrigen noch nicht messend verfolgt. Die geringere Höhe (Länge) der Zellen im Vergleich zu solchen mit niedrigerer Teilungsfrequenz zeigt immerhin, daß das Wachstum wenigstens zu Beginn des Auftretens wiederholter Teilungen mit den Teilungen nicht gleichen Schritt halten kann.

Die Erscheinung der zeitlich einander nahegerückten oder fast zusammenfallenden Teilungen führt die primitive Organisation der Blaualgen anschaulich vor Augen. Bei kernführenden Organismen ist ein solcher Vorgang nicht möglich: eine neue Teilung kann erst beginnen, wenn die vorhergehende beendet ist. Die „simultane Teilung" der kernführenden Organismen ist ein wesentlich anderer Vorgang, weil sie nicht eine vollständige Zellteilung samt Mitose, sondern nur eine Plasmateilung (Plasmatomie, Cytokinese) darstellt. Bei den Blaualgen befindet sich dagegen die ganze Zelle, die dem Kern plus Cytoplasma entspricht, in verschiedenen, nicht genau gleichzeitigen Teilungsstadien[1]).

Trotz einzelner Extremfälle gilt für die Blaualgen die Regel, daß Teilung und Wachstum miteinander abwechseln. Je nach den herrschenden

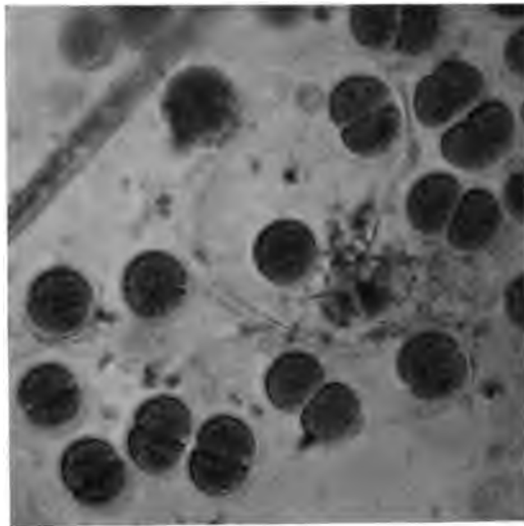


Abb. 31. Teilungsstadien von *Chroococcus turgidus*. Photo nach dem Leben; Orig. von PASCHER.

Außenbedingungen kann — vorübergehend — das Wachstum oder die Teilung gefördert werden. Im ersten Fall entstehen größere, im anderen kleinere Zellen (bei Arten mit konstanter Teilungsrichtung längere und kürzere Zellen). Wie für andere Organismen ist auch für die Blaualgen ein Wachstums- und ein Teilungsfaktor anzunehmen.

Inäquale Zweiteilung kommt bei den Blaualgen regelmäßig nur in wenigen Fällen vor. So geben die Scheitelzellen von Stigonemataceen und Scytonemataceen bei jeder Teilung eine kleinere Tochterzelle nach hinten ab (Abb. 50). Bei *Anabaenopsis* werden kleine Zellen abgeschnitten, die zu Heterocysten werden (Abb. 60). Durch inäquale Teilung entstehen

[1]) Eine besondere Art von simultaner Teilung würde bei *Tetrapedia* als normaler Vorgang vorhanden sein, falls die Angaben richtig sind (Abb. 10). Beginn einer Teilung vor Abschluß der vorhergehenden kommt manchmal bei *Chroococcus* vor; das Verhalten ist dadurch besonders auffallend, weil die Teilungsebenen senkrecht aufeinander stehen (vgl. Abb. 12*b*, *c* in GEITLER 1930/32). Wesensgleich ist die gehäufte Bildung von Exosporen mancher *Chamaesiphon*-Arten (Abb. 42*a*).

die Exosporen von *Chamaesiphon* (Abb. 42, 44). Als Depressionserscheinung stellt sich inäquale Teilung bei manchen Involutionsformen ein (Abb. 11 *c*).

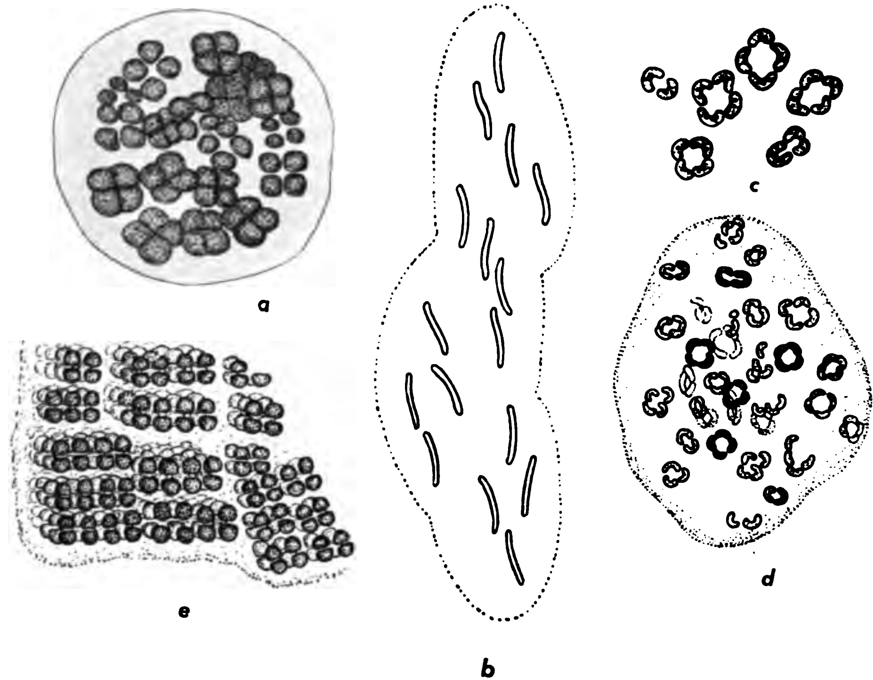


Abb. 32. Vierergruppen von Zellen in Kolonien von Chroococcaceen. *a Gomphosphaeria aponina* (nach REINSCH), *b Rhabdoderma Gorskii* (nach WOLOSZYŃSKA), *c*, *d Tetrarcus Ilsteri*, *e* Ecke einer Würfelkolonie von *Eucapsis alpina* var. *maior* (Achtergruppen!) (nach SKUJA).

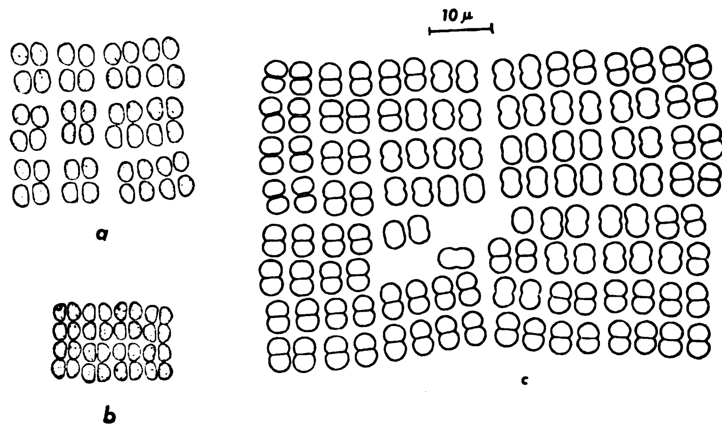


Abb. 33. Zellteilungen in den tafelförmigen Kolonien von *Merismopedia punctata* (*a*) und *M. glauca* (*b*, *c*); in *a* und *b* deutliche Vierergruppen, in *c* ist der Teilungsrhythmus weniger ausgesprochen; Synchronismus der Teilungen! *c* stellt ein Viertel einer — theoretisch — 512zelligen Kolonie dar (einzelne Zellen sind zugrunde gegangen). — *a*, *b* ca. 800fach, nach G. M. SMITH; *c* nach Subl.-Alk.-Material, Orig.

2. Vielfachteilung

Im Unterschied zur normalen Zweiteilung, nach der Wachstum erfolgt, finden bei der Vielfachteilung („Zerfallsteilung“) mehrere unmittelbar aufeinander folgende Teilungen ohne Wachstum statt, worauf dann jede Tochterzelle durch eine Wachstumsperiode ohne Teilung wieder zur Ausgangsgröße heranwächst. Im Idealfall wird also eine Zelle vom Volumen v in n Zellen vom Volumen $\frac{v}{n}$ zerlegt, wobei n

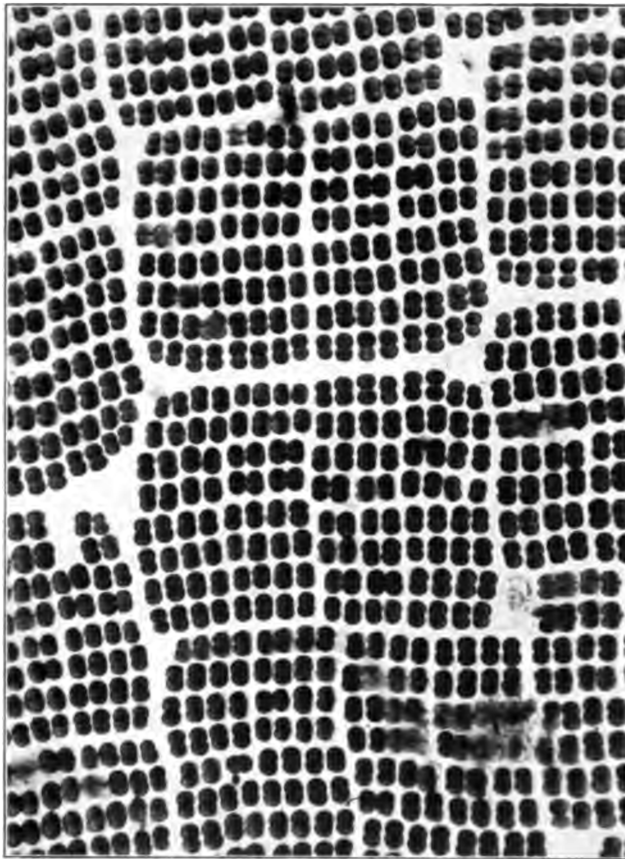


Abb. 33*d*. ***Merismopedia convoluta***, Teil aus der Mitte einer großen Tafelkolonie; die Zellen an den Rändern bzw. Ecken der Teilkolonien sind im Wachstum etwas zurückgeblieben. — Photo nach dem Leben, Orig. von PASCHER.

ein Vielfaches von 2 ist. Das Verhalten geht in die gewöhnliche Zweiteilung über, wenn zwischen den Teilungen Wachstum erfolgt. Beim gleichen Objekt finden sich je nach den das Wachstum oder die Teilung fördernden Außenbedingungen alle Übergänge.

Die Vielfachteilung der Blaualgen ist bei typischer Ausbildung (Endosporenbildung, Abschn. 4) vollkommen vergleichbar mit der gleichnamigen Erscheinung bei vielen anderen Algen und Pilzen.

In verschiedener Hinsicht anschaulich ist das Verhalten von *Chroococcus turgidus* (Abb. 30, 31); es stellt eine Zwischenstufe zwischen Zweiteilung und typischer Vielzellbildung dar. Die Zellen teilen sich abwechselnd nach drei aufeinander senkrecht stehenden Richtungen; die Tochterzellen werden eine Zeitlang durch Gallertmembranen zusammengehalten. Unter günstigen Außenbedingungen bilden je drei aufeinanderfolgende Teilungen eine Einheit, indem zwischen ihnen kein (oder kein nennenswertes) Wachstum erfolgt. Eine kugelige Mutterzelle wird also in 8 Oktanten zerlegt. Unter Bedingungen, die nur eine geringe Teilungsfrequenz ermöglichen, erfolgt nach der ersten und zweiten Teilung Wachstum, wodurch die 8 Tochterzellen entsprechend größer angelegt werden. Unter Umständen kann die dritte Teilung ausfallen, die 4 Tochterzellen wachsen dann zur Ausgangsgröße heran[1]).

Ähnliche Teilungsrhythmen sind unter den Chroococcalen weit verbreitet. Bei *Eucapsis* entstehen durch dauernden Zusammenhalt von Achtergruppen große würfelige Kolonien (Abb. 32*e*). Bei *Merismopedia* laufen nur zwei aufeinander senkrecht stehende Teilungen ab, wodurch Vierergruppen von Zellen entstehen, die zu Tafelkolonien vereinigt bleiben (Abb. 33). Manchmal geht die Vierergruppenbildung in gewöhnliche Zweiteilung über (der Richtungswechsel der Teilungen bleibt jedoch immer erhalten). Bildung von Vierergruppen finden sich ferner — unter entsprechenden Außenbedingungen — bei *Gomphosphaeria* (Abb. 32*a*), *Marssoniella* (Abb. 13*f*, *g*), *Coelosphaerium*, bei manchen *Aphanocapsa*- und *Aphanothece*-Arten, und auch bei Arten mit stäbchenförmigen Zellen (Abb. 32*b*—*d*, 49).

3. Nannocyten

Durch besondere Steigerung der Teilungsfrequenz können weitgehende Zerlegungen von Mutterzellen in eine große Zahl abnorm kleiner Zellen (Nannocyten) stattfinden. Das habituelle Aussehen wird meist dadurch mitbestimmt, daß die Membranbildung mit den rasch aufeinanderfolgenden Teilungen nicht Schritt halten kann, so daß nur die zarte Eigenmembran die Teilungen mitmacht, das sekundäre Membranwachstum zwischen den Teilungen aber unterbleibt; der Vorgang spielt sich somit endogen in bezug auf die Wand der Mutterzelle ab. Besonders auffallend ist die Nannocytenbildung bei Arten mit langgestreckten Zellen (Abb. 34). Die im Freiland scheinbar spontan in einzelnen Zellen auftretende „Teilungsepidemie" läßt sich durch Kultur in geeigneter Nährlösung in allen Zellen auslösen; die Zerfallsteilungen gehen dann auch viel weiter als im Freiland (Geitler 1922b). Während der Teilungen erfolgt, wie die Bilder zeigen, nur sehr geringfügiges Wachstum; die Membranhüllenbildung, die für die gewöhnliche Zweiteilung bezeichnend ist, unterbleibt. Die kleineren Nannocyten besitzen keine ausgesprochene Längsachse und werden isodiametrisch[2]).

---

[1]) Vielleicht ließe sich unter extremen Bedingungen auch gewöhnliche Zweiteilung erzwingen; manche Freilandbeobachtungen deuten darauf hin.

[2]) Die Nannocytenbildung von *Aphanothece caldariorum* wurde anscheinend schon von Hansgirg beobachtet und als „*Aphanocapsa*-Stadium" beschrieben (für die Gattung *Aphanocapsa* sind kugelige Zellen ohne distinkte Gallertmembranen charakteristisch). Vgl. auch Crow 1924.

In anderer Hinsicht auffallend ist die Nannocytenbildung von *Aphanothece bullosa* var. *maior*. Gewöhnlich liegen die Zellen in homogener Gallerte und vermehren sich durch Zweiteilung (Abb. 35). In manchen Teilen des Thallus bilden jedoch einzelne Zellen eine blasige, festgallertige

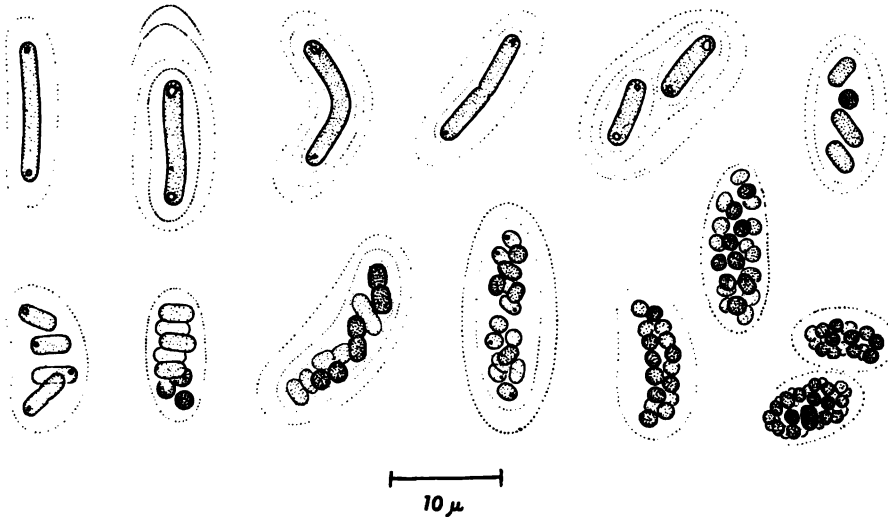


Abb. 34. Aufeinanderfolgende Stadien der Nannocytenbildung von *Aphanothece caldariorum* (= *Gloeothece inconspicua*). Erste Reihe: gewöhnliche Zweiteilung. Einzelne Tochterzellen in der unteren Reihe erscheinen optisch verkürzt; die Endstadien sind 16—32zellig. — Nach dem Leben, Orig.

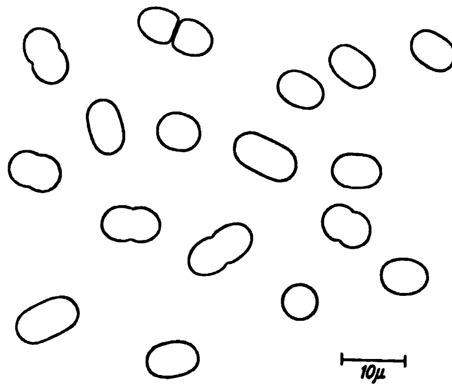


Abb. 35. *Aphanothece bullosa* var. *maior*. Teil eines Thallus mit normaler Zweiteilung, die Zellen liegen in homogener Gallerte; rechts unten eine Zelle im optischen Querschnitt. Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER. — Vgl. Abb. 36.

Hülle aus, innerhalb welcher dann die Nannocytenbildung einsetzt (Abb. 36). Nach der letzten Teilung entwickeln sich an der Hülle Aussackungen, deren Scheitel schließlich verschleimt und die Nannocyten entläßt.

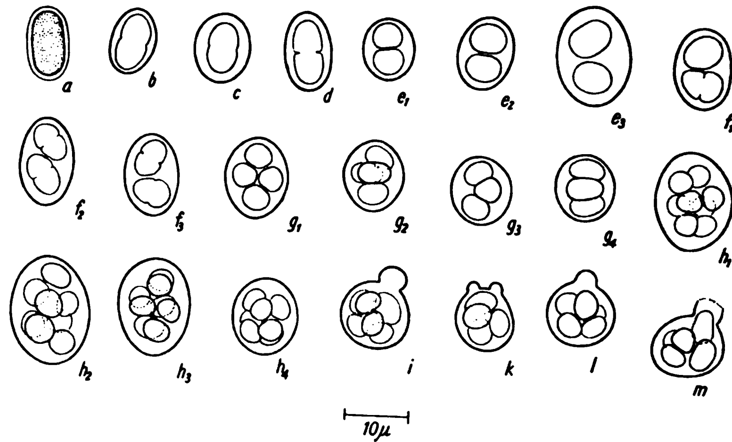


Abb. 36. *Aphanothece bullosa* var. *maior*, Nannocytenbildung. *a* Beginn der Hüllenbildung, *b—d* erste Teilung, *e* nach der ersten Teilung, *f* zweite Teilung, *g* nach der zweiten Teilung (Vierzellenstadium, g_2—g_4 Profilansichten), *h* nach der dritten Teilung (h_1 Achtzellenstadium in Profilansicht, h_2—h_4 ebenso, schrägeAnsichten, h_3 10zellig, nur 8 Zellen gezeichnet), *i—l* vier- bis achtzellige Gruppen mit Ausstülpung der Hülle (*i* 7zellig, die eine Zelle — rechts oben — hat den letzten Teilungsschritt nicht mitgemacht), *m* Verschleimung der Ausstülpung und Beginn des Austritts der Nannocyten. — Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER. — Vgl. Abb. 35.

4. Endosporen[1])

Extreme Fälle von Nannocytenbildung wie der von *Aphanothece bullosa* leiten über zur Vielzellbildung in besonderen Sporangien; die Unterschiede sind eigentlich nur graduell. Als Sporangien lassen sich praktisch solche Mutterzellen bezeichnen, die durch ihre bedeutende Größe oder bestimmte Stellung im Thallus auffallen, oder bei einzelligen Formen die ausgewachsenen Zellen, die ausschließlich zur Zerfallsteilung befähigt sind. Doch vermögen bei mehrzelligen Formen wahrscheinlich potentiell alle Thalluszellen Endosporen zu bilden. PASCHER konnte an *Endonema*, das gewöhnlich endständige Sporangien bildet, beobachten, daß bereits einzellige Keimlinge zu Sporangien werden können; durch Kultur gelingt es bei *Pleurocapsa minor* aus allen Zellen Endosporen zu erhalten (GEITLER 1925b).

Endosporenbildung tritt wohl ausschließlich bei Chamaesiphonalen auf. Die einzige Ausnahme würde die Hormogonale *Herpyzonema intermedia* sein (WEBER VAN BOSSE); die „Endosporenbildung" wurde jedoch hier nur an totem, spärlichem Material beobachtet und nicht so überzeugend geschildert und abgebildet, daß eine Verwechselung mit beigemengten anderen Algen oder ein Befall durch einen Parasiten ausgeschlossen werden kann. Unter den Chamaesiphonalen kommt Endosporenbildung bei fadenförmigen (Abb. 37*e*, *f*) und bei einzelligen Formen vor (Abb. 37 *a—d*, *g*); letztere gleichen in ihrem Verhalten ganz den Protococcalen mit ausschließlicher Autosporenbildung.

[1]) Die Endosporen werden in der älteren Literatur als „Gonidien" bezeichnet.

Sporangien können aus völlig ausgewachsenen Zellen entstehen oder bei manchen fadenförmigen Arten aus eben gebildeten zwei oder vier Tochterzellen hervorgehen; sie sind dann entsprechend kleiner und halbkugelig bzw. quadrantenförmig (sog. zusammengesetzte Sporangien; Abb. 37 *f*).

Das wesentliche Merkmal der Endosporenbildung besteht darin, daß der Inhalt einer — meist vergrößerten — Mutterzelle in zahlreiche, maximal wohl meist 128 kleine Tochterzellen zerfällt, ohne daß dabei nennenswertes Wachstum erfolgt. Ob die Teilungen ausschließlich sich im Protoplasten abspielen oder ob die innerste Wandschicht (die Eigen-

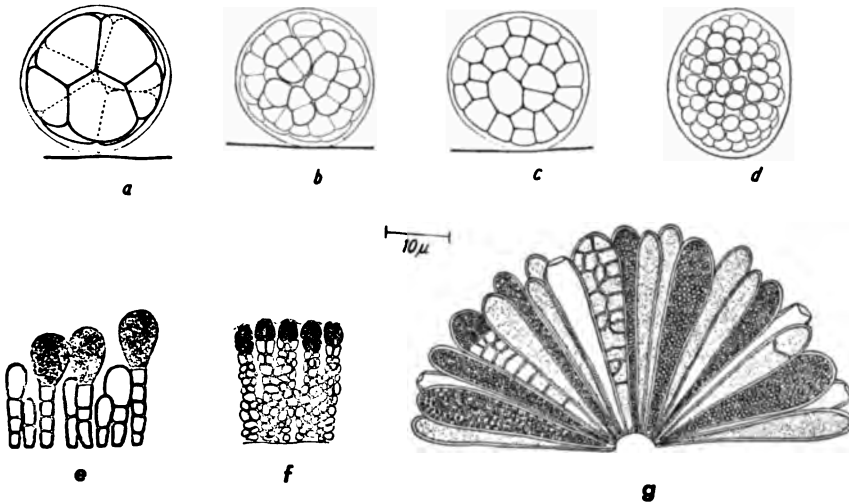


Abb. 37. *a—d* Endosporenbildung von *Dermocarpa xenococcoides* (*c* = optischer Querschnitt des in *b* im Oberflächenbild dargestellten Sporangiums). *e* Endosporenbildung in den endständigen Sporangien von *Nematoradaisia* (*Radaisia*) *Laminariae*, *f* von *Radaisia epiphytica*; *g* Gruppe von Sporangien in verschiedenen Stadien der Sporenbildung von *Dermocarpa protea*. — *a—d* nach GEITLER und RUTTNER, *e—g* nach SETCHELL und GARDNER. — Der Maßstab gilt nur für *a—d*.

membran) Anteil nimmt, ob also die Endosporen nackt entstehen oder von Anfang an behäutet sind, wurde noch nicht an größerem Material vergleichend untersucht. Bei *Dermocarpa xenococcoides* (Abb. 37 *a—d*) teilt sich die Membran nicht mit, ebenso erfolgen bei einem marinen *Xenococcus*[1]) ausschließlich Protoplasmateilungen ohne Wandbildung (Nachweis durch Behandlung mit Chromsäure). Dagegen entstehen die Endosporen von *Stichosiphon* unter Beteiligung der innersten Wandschichte. Vielleicht kann bei derselben Art das Verhalten auch wechseln, wie dies auch bei der Autosporenbildung mancher Protococcalen der Fall ist. Die aus dem Sporangium austretenden reifen Endosporen sind wahrscheinlich immer behäutet; doch kann die Membran vielleicht verschleimen. Genaue Untersuchungen über alle diese Dinge sind notwendig.

[1]) Es handelt sich um die in der Phyk. Bor.-Amer. als Nr. 556 ausgegebene, als „*Dermocarpa violacea*" falsch bestimmte Pflanze.

Die Teilungen erfolgen bei den näher untersuchten Arten **sukzedan**, d. h. durch Zerlegung des Protoplasten in 2, 4, 8 usw. Tochterzellen (Abb. 39 *a—d*, *g*). Es herrscht dabei in der Regel Synchronie der einzelnen Teilungsschritte. SETCHELL und GARDNER geben allerdings für manche *Dermocarpa*-Arten simultane Entstehungsweise (**gleichzeitige**

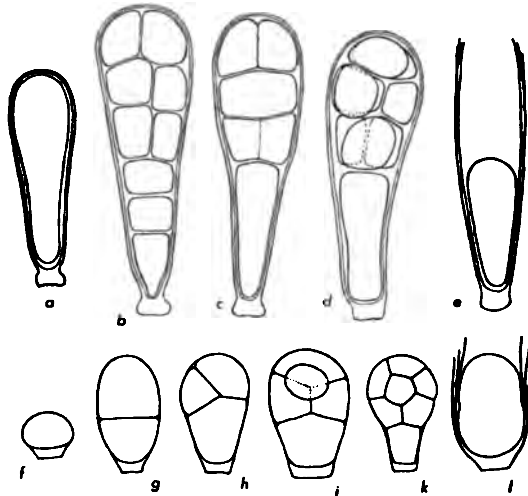


Abb. 38. Partielle Endosporenbildung von *Dermocarpa clavata* var. *aquae-dulcis* (*a—e*) und *D. chamaesiphonoides* (*f—l*). — *a—e* nach Formolmaterial, *f—l* nach dem Leben; nach GEITLER.

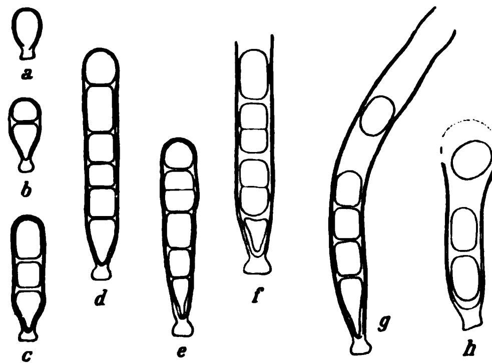


Abb. 39. Entwicklungsstadien und Sporenbildung von *Stichosiphon regularis*; Formolmaterial (Protoplasten samt Eigenmembran leicht geschrumpft); nach GEITLER.

Zerlegung des Inhalts in die definitive Zahl von Endosporen) an. Diese nur nebenbei mitgeteilten Angaben beruhen aber anscheinend nicht auf eingehenden Untersuchungen und sind wahrscheinlich bloß durch den Augenschein vorgetäuscht worden; die in Wirklichkeit sukzedanen Teilungen laufen oft sehr schnell und vielleicht auch nur zu bestimmten Tageszeiten ab, so daß sie leicht übersehen werden können. Sollte

simultane Endosporenbildung tatsächlich vorkommen, so wäre die Erscheinung von großem Interesse, da die Blaualgenzelle ja nicht in Kern und Cytoplasma differenziert ist; die simultanen Teilungen anderer Organismen bestehen nur in einer Simultanie der Teilungen des Cytoplasmas.

Die Zerlegung des Sporangiuminhalts erfolgt in den offenbar phylogenetisch ursprünglichen Fällen nach allen Raumrichtungen und im ganzen Sporangium gleichmäßig. Dies ist die Regel bei mehrzelligen Arten. Bei einzelligen Formen, deren polarisierte, festsitzende Sporangien die ganze Pflanze darstellen (Dermocarpaceen), erfolgen die Teilungen nach allen Raumrichtungen, wenn die Sporangien isodiametrisch ausgebildet sind, oder vorwiegend quer, wenn die Sporangien länglich sind (Abb. 38 *a—e*). Die erste Teilungsebene steht immer senkrecht zum größten

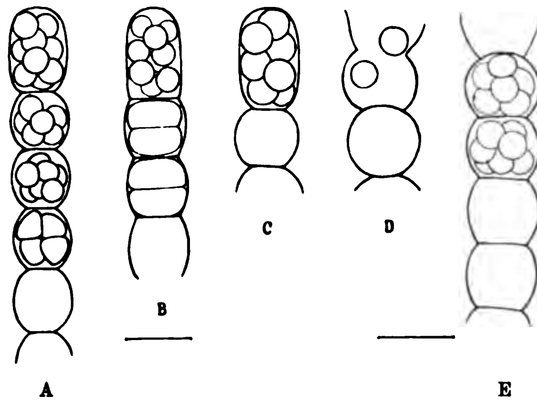


Abb. 40. *Endonema moniliforme*, Bildung zahlreicher Endosporen in den Endzellen. Nach PASCHER.

Durchmesser des Sporangiums, also im Vergleich zur Unterlage in langgestreckten Sporangien anders als in flachgedrückten (*Dermocarpa hemisphaerica*). Die beiden nächsten Teilungen stehen in nicht besonders langgestreckten Sporangien senkrecht auf die vorhergehenden, die späteren werden schief und schräg angelegt.

Bei manchen *Dermocarpa*-Arten mit langen und an der Basis verschmälerten Zellen stellt sich eine Differenzierung in einen „steril"-bleibenden Basalteil und einen „fertilen" Scheitelabschnitt ein (Abb. 38); die erste Teilung steht quer und zerlegt den Sporangieninhalt in zwei Teile, von denen der obere eine weitere Aufteilung in Sporen erfährt, während der untere ungeteilt bleibt. Nach der Sporenentleerung aus dem oberen Teil kann der untere innerhalb des Sporangiums heranwachsen und wieder einen fertilen und sterilen Abschnitt bilden. Bei manchen Arten scheint sich der sterile Basalteil durch eine Wand abzukapseln und zu einer dauernd sterilen „Fußzelle" zu werden (*Dermocarpa fucicola, suffulta* nach den Bildern SETCHELLS und GARDNERS); diese Arten wären also im strengen Sinn nicht einzellig, sondern zweizellig.

Im Gegensatz zum reinen Typus der Endosporenbildung durch Teilungen ohne Wachstum findet bei *Clastidium* und *Stichosiphon* während der Sporenbildung ausgiebiges Wachstum statt (Abb. 39). Das Ver-

halten dieser Pflanzen wird noch dadurch auffallend, daß die Sporangien langgestreckt sind, die Teilungen also nur quer erfolgen und die Sporenreihe dadurch einem Faden gleicht. Dieser Typus stellt einen bemerkenswerten Übergang zur vegetativen Zweiteilung dar.

Daß sich Endosporenbildung und Zweiteilung nicht unvermittelt gegenüberstehen — ein Verbindungsglied bilden auch die Nannocyten —, konnte PASCHER anschaulich an *Endonema* zeigen. Die Endosporen werden hier gewöhnlich in Zellen des Fadenendes zu 8—16 gebildet (Abb. 40). Manchmal entstehen jedoch in der Endzelle nur 4, entsprechend größere Endosporen; von diesen treten dann oft nur die beiden oberen aus, während die beiden unteren zu Fadenzellen werden (Abb. 41). In ähnlicher Weise können nicht entleerte Endosporen bei *Pleurocapsa*, *Hyella*, *Chroococcopsis* u. a. den Thallusaufbau unmittelbar fortsetzen.

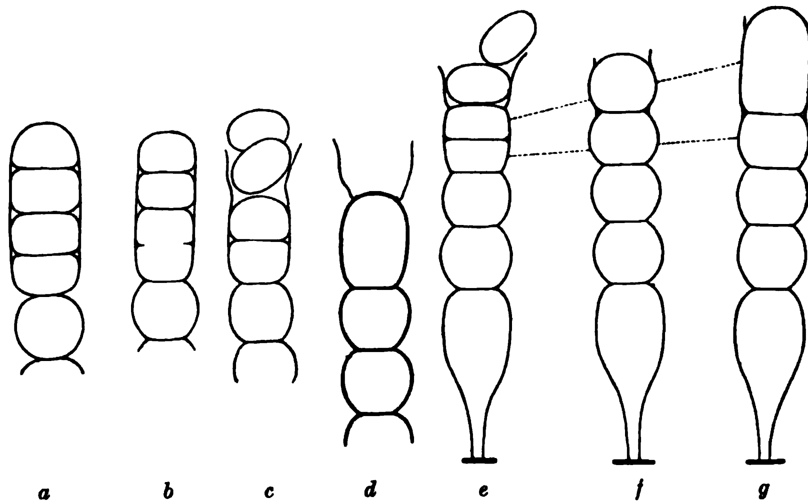


Abb. 41. ***Endonema moniliforme*, Bildung weniger (vier) Endosporen, in *c* die beiden oberen im Begriff auszutreten, in *d* alle entleert; *e*—*g* Austritt nur der beiden oberen Endosporen, die beiden unteren wachsen zu Fadenzellen heran, von welchen die obere Zelle (in *g*) wieder zu einem Sporangium wird. — Nach PASCHER.**

Die Sporenentleerung wurde bisher anscheinend nur bei *Dermocarpa* (*Cyanocystis*) *versicolor* und *Endonema* genauer untersucht. Im ersten Fall wird der obere Teil der Sporangiumwand als Deckel abgeworfen und die Endosporen treten in eine Blase eingehüllt aus; die Blase ist wohl — wie bei anderen Algen — eine verschleimte Innenschicht der Sporangiumwand. An *Endonema* beobachtete PASCHER, daß die ausgetretenen Endosporen aktive „rutschende" Bewegungen ausführen. Von anderen Arten ist nur bekannt, daß die Öffnung der Sporangien meist am Scheitel durch partielle Verschleimung erfolgt, wobei ein Deckel sich ablösen kann; bei anderen Arten verschleimt die gesamte Sporangiumwand. Ob die freien Endosporen allgemein beweglich sind oder ob *Endonema* nur eine Ausnahme darstellt, ist unbekannt; Geißeln sind auf keinen Fall vorhanden.

5. Exosporen[1])

Der Endosporenbildung steht scheinbar unvermittelt die eigenartige Vermehrungsweise der *Chamaesiphon*-Arten gegenüber. Es sind dies einzellige, deutlich polar gebaute und an einem Ende festsitzende einzellige Pflanzen. Eine solche Zelle wächst zunächst ohne Teilung bis zu einer gewissen Länge heran. Hieraul reißt die Wand am Scheitel auf und der mit einer dünnen Eigenwand umgebene Protoplast schnürt durch Querteilungen in basipetaler Reihenfolge kleine Exosporen ab

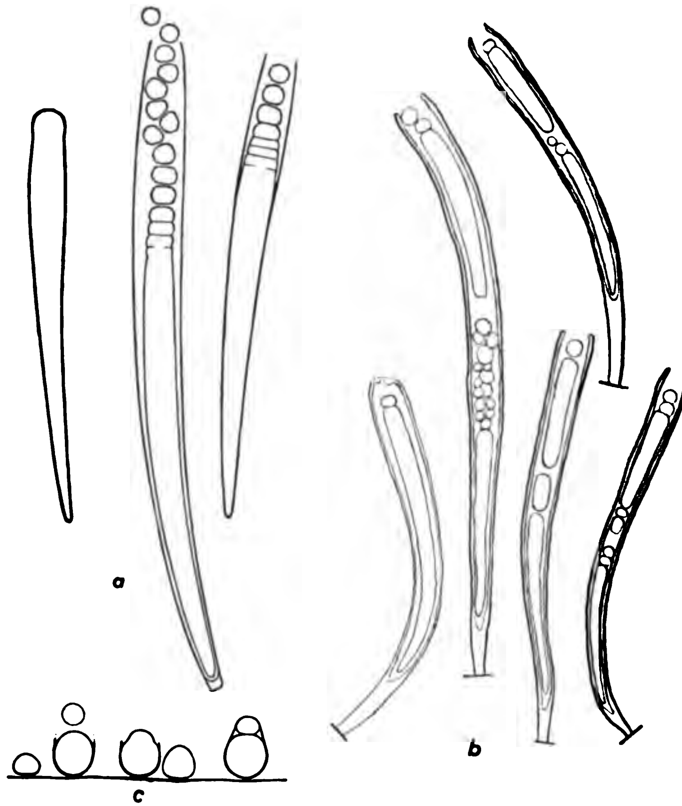


Abb. 42. *a* Sporangien in Exosporenbildung von *Chamaesiphon curvatus* (links ein junges, noch geschlossenes Sporangium vor der Sporenbildung); *b* Sporangien von *Ch. curvatus* mit abnormerweise zweigeteiltem Inhalt; *c* junge und Exosporen bildende Individuen von *Ch. subglobosus* var. *maior*. — *a* nach Geitler, *b* nach Starmach, *c* nach Geitler und Ruttner.

(Abb. 42). Die Teilungen erfolgen meist so schnell nacheinander, daß die nächste Teilung beginnt, bevor die vorhergehende abgeschlossen ist; es entstehen so Ketten von aneinanderhängenden Exosporen. Ihre Anzahl ist ein Ausdruck der eben herrschenden Teilungsfrequenz.

Gleichzeitig mit der Exosporenbildung erfolgt Längenwachstum des abschnürenden Protoplasten. Ein „Aufbrauchen" des ganzen Proto-

[1]) Die Exosporen wurden früher wie die Endosporen als Gonidien bezeichnet.

plasten durch Sporenbildung scheint nicht vorzukommen; umgekehrt erfolgt auch nicht durch Teilungshemmung eine über eine bestimmte Maximallänge hinausgehende Verlängerung; Sporenbildung und Wachstum sind also in gewisser Hinsicht miteinander korreliert. Das Verhältnis ist aber wohl unter verschiedenen Außenbedingungen verschiebbar; so findet man im Freiland meist verschieden lange exosporenbildende Zellen. Auch der Zeitpunkt des Beginns der Exosporenbildung ist wohl verschieden. Ist die Exosporenbildung einmal im Gang, so kann sie unter entsprechenden Bedingungen wahrscheinlich ad infinitum weitergehen. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzung von *Chamaesiphon* wurden noch nicht vorgenommen.

Trotz ihres abweichenden Aussehens läßt sich die Exosporenbildung als modifizierte Endosporenbildung auffassen. Vermittelnde Typen bilden

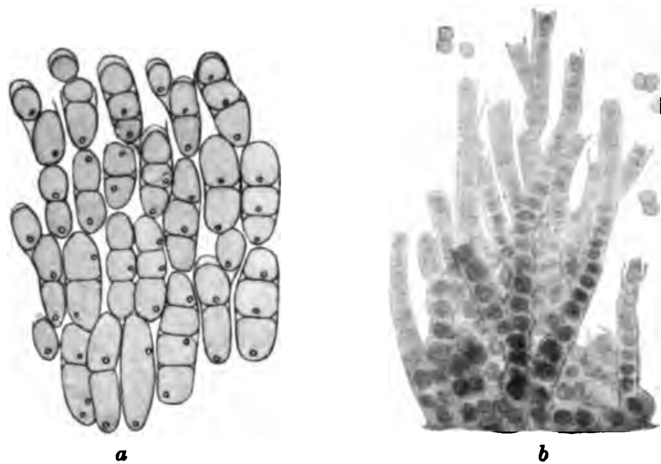


Abb. 43. *a* abnorme, endogene Bildung von „Exosporen" bei *Chamaesiphon polymorphus* (nach GEITLER); *b* Planokokkenbildung aus den Enden der aufrechten Äste von *Desmosiphon maculans* (nach BORZI).

jene *Dermocarpa*-Arten, die in einen sterilen Basalteil und fertilen Apikalteil gegliedert sind. Stellt man sich vor, daß die Sporenbildung wie bei *Clastidium* und *Stichosiphon* nur in einer Richtung erfolgt und daß die Zahl der aus dem oberen Teil gebildeten Exosporen auf 1 zurückgeht, so ist der *Chamaesiphon*-Typus im wesentlichen erreicht: es liegt eine Zelle vor, die durch periodisches Nachwachsen des unteren Teils jeweils eine Spore erzeugt. Bei *Chamaesiphon* laufen dann die beiden Vorgänge — Sporenbildung und Nachwachsen des Basalteiles — nicht mehr nacheinander, sondern gleichzeitig ab. Im Einklang mit dieser Auffassung steht, daß die erste Exospore in jungen Pflanzen innerhalb des noch geschlossenen Sporangiums gebildet wird. Ferner können unter Umständen auch mehrere „Exosporen" innerhalb des geschlossenen Sporangiums entstehen (Abb. 43*a*).

Der Habitus der *Chamaesiphon*-Sporangien ist sehr verschieden. Zunächst kann die äußere Gestalt wechseln; manche Arten haben sehr langgestreckte, andere fast kugelige Sporangien (Abb. 42). Die Sporangiumwand ist bei manchen Arten sehr fest, bei anderen verschleimt sie

fast vollständig, ist sehr dünn oder dick und oft geschichtet. Im letzteren Fall ist sie meist aus Trichterstücken aufgebaut und zeigt, wie manche Scheiden, im optischen Längsschnitt divergierende Schichten; diese können im Alter auch aufblättern („zerfasern") (Abb. 44).

Sind die Sporangien sehr gedrungen, so sind die Exosporen oft kaum kleiner als der sie abschnürende Teil. Liegen viele solcher Pflanzen in gemeinsamer Gallerte, so entsteht oft das Bild gewöhnlicher Zweiteilungen (*Chamaesiphon fallax*, *oncobyrsoides*, Abb. 66). Die genaue Untersuchung zeigt jedoch immer, daß es sich um polarisierte Teilungen handelt; auch die endogen entstehenden Exosporen (Abb. 43*a*) zeigen

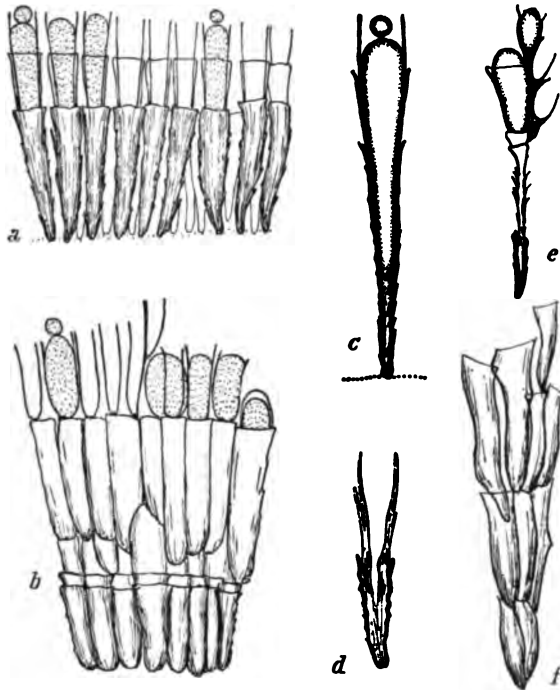


Abb. 44. *Chamaesiphon fuscus*, Koloniebildung und Einzelsporangien; in *a* einschichtige Anordnung der Sporangien (die Wand ist divergierend geschichtet), in *b, e, f* Stockwerkbildung. — Nach Geitler.

ihre Polarität an den einseitig (basal) gelagerten Cyanophycinkörnchen. Als bemerkenswerte Ausnahme können junge Sporangien in zwei gleich große Teile zerfallen, die sich weiterhin gleichartig verhalten, d. h. die beide am oberen Ende Exosporen bilden (Abb. 42*b*); die Fähigkeit zu äqualer vegetativer Teilung ist also nicht vollständig verlorengegangen.

Gelegentlich sind die Exosporen am Austreten aus dem Sporangium gehindert. Es entstehen dann bei dauerndem Nachschub neuer Sporen Stauchungsbilder, die Längsteilungen vortäuschen[1]).

[1]) Diesen Vorgang stellt eine Figur Borzis von *Chamaesiphon confervicola* dar, die in die meisten allgemeinen Darstellungen eingegangen ist; sie gibt einen abnormen

Das Verhalten der ausgetretenen Exosporen wurde noch nicht untersucht. Es scheint nicht ausgeschlossen, daß sie aktive Beweglichkeit besitzen. Ungeklärt ist das vielfach zu beobachtende gehäufte Wachstum in dichten, einschichtigen Krusten; da vegetative Zweiteilung fehlt, können die Zellen solcher Ansammlungen nicht auseinander entstanden sein, sondern nur durch geregeltes Festheften von Exosporen auf der Unterlage zustande kommen.

6. Gonidien und Planokokken; Bewegung einzelliger Blaualgen

Von den Endo- und Exosporen verschieden sind die als Gonidien bezeichneten Fortpflanzungszellen, die ohne besondere vorangehende Teilungen einfach durch Fragmentation kolonialer oder fadenförmiger Thalli entstehen. Sie sind wohl nur durch ihre Eigenmembran behäutet und treten unter Verschleimung bestimmter Teile der Scheiden oder Hüllen

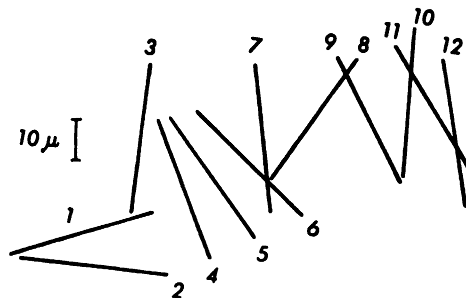


Abb. 45. Schema der Bewegung der einzelligen Blaualge *Synechococcus maior* (vgl. Abb. 28 und den Text): *1* = die Ausgangslage, *12* = nach 4 Min. — Orig.

aus oder entwickeln sich auch in Verbindung mit dem Thallus weiter. Borzi (1914) beobachtete bei einigen Hormogonalen an solchen Zellen aktive, langsam taumelnde Bewegung und bezeichnete sie als Planokokken (Abb. 43 *b*).

Es ist möglich, daß aktive Beweglichkeit von Fortpflanzungszellen weiter verbreitet ist. Abgesehen von *Endonema* wurden weder Endonoch Exosporen noch Gonidien systematisch untersucht. Aktive Bewegungen scheinen auch ganze Zellkolonien ausführen zu können, wie dies Borzi (1905) für *Planosphaerula* angibt. Es ist andererseits nicht ausgeschlossen, daß in manchen Fällen eine Verwechslung mit Brownscher Molekularbewegung unterlief.

Als Bewegungsursache kommen Geißeln nicht in Frage. Amöboide Bewegung, wie sie wahrscheinlich bei manchen Spermatien von Rotalgen vorkommt, scheidet aus, da die Blaualgenzellen behäutet sind, außerdem die dichte Beschaffenheit des Protoplasmas eine Strömung nicht zuläßt. Wahrscheinlich spielt die Quellungsenergie ausge-

Vorgang wieder, ist also in allgemeinen Darstellungen mißverständlich. Das gleiche gilt von einem anderen Bild Borzis, das am Ende von Sporangien auffallend große Sporen zeigt, wie sie seither nie mehr beobachtet wurden; vielleicht handelt es sich um frühzeitige Keimungen, wie sie bei koloniebildenden Arten regelmäßig vorkommen (vgl. Abschn. E I).

schiedenen Schleimes eine wesentliche Rolle. Darauf deuten auch die Beobachtungen hin, die an einzelligen Chroococcaceen angestellt wurden. PERFILIEW und ELENKIN fanden, daß die Zellen mancher *Synechococcus*-Arten aktiv beweglich sind. Solche Bewegungen zeigen auch sehr großzellige Arten wie *Synechococcus maior* (Abb. 28), bei welchen eine Verwechslung mit BROWNscher Molekularbewegung ausgeschlossen ist. Die Bewegung (Abb. 45) findet entlang kleiner Wegstrecken ungerichtet statt und verläuft sehr eigenartig. Sie besteht in kurzen Rucken, die oft unregelmäßig gehäuft auftreten; die Zellen drehen sich dabei in nicht zu großen Winkeln bald um ihren Mittelpunkt, bald um ein Ende, stellen sich auch oft auf und „überpurzeln" sich; ein eigentliches Kriechen in der Richtung der Längsachse findet kaum statt. Bei Beobachtung unter dem Deckglas ist die Bewegung in der Vertikalen infolge Raummangels gehindert; die nach solchen Beobachtungen angefertigte Abb. 45 gibt daher keine ganz richtige Vorstellung der ungehinderten Bewegung. Der Vorgang erinnert stark an die Bewegung durch Schleimausscheidung bei manchen Desmidiaceen. Mit der gerichteten Kriechbewegung der Hormogonienfäden besteht keine Übereinstimmung.

Die Beobachtungen über die Kriechbewegung von *Synechococcus* wurden an einer anderen als der auf Abb. 28 dargestellten Form angestellt; jene stammte aus einem Hochmoor, diese aus Beständen feuchter Felsenmoose. Die Zellen der Hochmoorform waren unbeweglich. Die beweglichen Zellen der Felsenform besaßen an einem Ende eine kleine farblose Unterbrechung des Chromatoplasmas. Es sah so aus, als ob das Centroplasma eine fadenförmige Vorstülpung bis zur Zellmembran ausgebildet hätte; die Lichtbrechung entsprach der einer dicken Gallerte. Es ist nicht ausgeschlossen, daß an dieser Stelle Schleim gebildet wurde, der vielleicht durch einen polaren Porenapparat in der Zellwand austrat. Hierüber sind weitere Untersuchungen nötig[1]).

Daß ein Bewegungsvermögen auch anderen einzelligen Blaualgen zukommt, zeigt eine zufällige Beobachtung an *Chroococcus*-Zellen, die auf Nährsalzagar an bestimmten Stellen geimpft wurden; nach einer Woche lagen sie bzw. ihre Teilungsprodukte weite Strecken von der Impfstelle entfernt. KONGISER beobachtete lebhafte Bewegungen an *Gloeothece linearis*.

II. Das Verhalten der Membran bei der Teilung

Bei den von Flagellaten abstammenden Algen lassen sich auf Grund der verschiedenen Beteiligung der Membranen bei der Zellteilung verschiedene Typen der Organisationshöhe unterscheiden. PASCHER (1924) hat diese Beziehungen klar erkannt und ihre Wichtigkeit für ein einheitliches Verständnis der Morphologie hervorgehoben. Die Gedankengänge sind kurz folgende.

Der primäre Teilungsvorgang, wie er bei phylogenetisch primitiven Algen verwirklicht ist, besteht darin, daß innerhalb der Membran ohne deren Zerteilung Tochterprotoplasten (Schwärmer oder Autosporen) gebildet werden; sie treten aus und behäuten sich von neuem, die Wand

---

[1]) PERFILIEV gibt für *Synchococcus aeruginosus* allseitig gleichmäßig verteilte Poren an.

der Mutterzelle bleibt als „Leiche“ zurück. Eine solche Algenzelle entspricht im wesentlichen einer Ruhezelle eines Flagellaten, der Teilungsvorgang der Keimung. Wie bei den ursprünglichen Flagellaten sind auch bei diesen Algen Plasmateilung und Wandbildung zwei verschiedene, auch zeitlich nicht zusammenfallende Vorgänge. Eine eigentliche Zweiteilung unter Querwandbildung fehlt, die Teilungen spielen sich typisch endogen ab. Die Teilung unter Querwandbildung stellt sich erst sekundär ein. Der erste Schritt auf dem Weg dieser Entwicklung besteht darin, daß zwei Protoplasten gebildet werden, die aus der Mutterzellwand nicht austreten, sondern unter Dehnung der Wand heranwachsen und sich behäuten; durch Wiederholung des Vorgangs entstehen Kolonien oder bei gleichbleibender Teilungsrichtung Fäden, deren Membranen

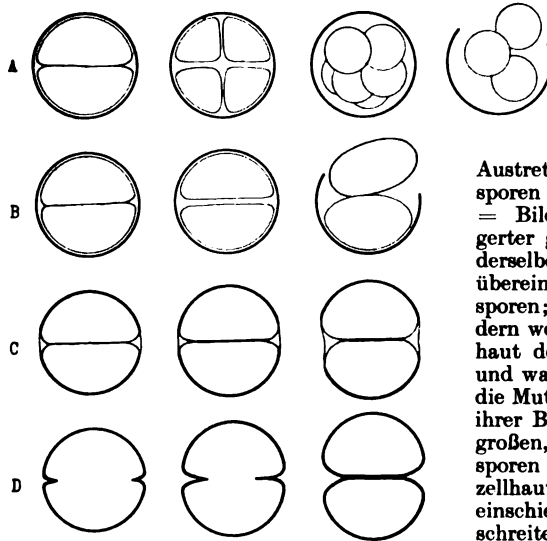


Abb. 46. Schema für die angenommene Beziehung zwischen Endosporenbildung und Zweiteilung bei *Endonema* (vgl. Abb. 40, 41). Reihe *A* = Bildung und Austreten der kleinen kugeligen Endosporen aus einer Fadenzelle. Reihe *B* = Bildung zweier übereinander gelagerter großer Endosporen und Austreten derselben. Reihe *C* = Bildung zweier übereinander liegender, großer Endosporen; diese treten aber nicht aus, sondern werden durch die gedehnte Zellhaut der Mutterzelle zusammengehalten und wachsen nun zu Fadenzellen heran; die Mutterzelle beteiligt sich teilweise an ihrer Behäutung. Reihe *D* = die beiden großen, übereinander gelagerten Endosporen werden von der ganzen Mutterzellhaut, die sich äquatorial-ringförmig einschiebt und irisblendenartig vorschreitet, behäutet: normale Zweiteilung. Nach PASCHER.

ineinandergeschachtelt sind. Weiterhin kann ein Teil der Mutterzellwand unmittelbar zur Behäutung der Tochterzellen verwendet werden, während neue Membranstücke nur in der Teilungszone gebildet werden. Schließlich kann gleichzeitig mit der Protoplastenteilung die Mutterzellwand in die Teilungsfurche einwachsen, womit die eigentliche Querwandbildung erreicht, der endogene Verlauf aufgehoben ist.

PASCHER hat diese Gedankengänge auf Grund seiner Untersuchungen an *Endonema* auf die Blaualgen zu übertragen versucht. Bei *Endonema* findet bei der Endosporenbildung ausgesprochene endogene Teilung statt, die vegetative Teilung verläuft aber unter typischer Querwandbildung, zwischen beiden Vorgängen finden sich Übergänge. Abb. 46 stellt die Zusammenhänge dar.

Für die phylogenetische Auswertung im Fall der Blaualgen ist allerdings zu berücksichtigen, daß keine Typen bekannt sind, die, wie die Flagellaten am Anfang der phylogenetischen Entwicklung der anderen Algen, am Beginn der Blaualgenentwicklung stehen. Es müßten erst Formen postuliert werden, die unbehäutet sind und sich durch Zwei-

teilung vermehren, um die mit Querwandbildung verbundene Teilung wie bei den anderen Algen als sekundär entstanden zu denken.

Betrachtet man das Verhalten der Blaualgenmembranen bei der Teilung rein deskriptiv, so zeigt es sich, daß die vegetative Zweiteilung ausnahmslos mit Querwandbildung verbunden ist. Verschiedenheiten bestehen nur darin, daß manchmal die gesamte Membran — die dann dünn ist — an der Querwandbildung teilnimmt (*Synechococcus*, *Synechocystis*), in anderen Fällen nur die innerste Schichte, die Eigenmembran (*Gloeocapsa*). Verschieden ist ferner das Verhalten nach der Teilung: entweder bildet jede Tochterzelle weiterhin Membransubstanz und umgibt sich allseitig mit einer neuen Hülle, wobei auch die Querwand verdickt wird; oder es treten keine nachträglichen Veränderungen ein. Im einen Fall entstehen Ineinanderschachtelungen, im anderen fehlen sie. Diese beiden Typen treten besonders auffallend bei den fadenförmigen Blaualgen hervor und haben zur Unterscheidung der systematischen Gruppen der Chamaesiphonalen und Hormogonalen geführt. Die Chamaesiphonalen besitzen Fäden mit ineinandergeschachtelten Wänden (Abb. 15, 47), die Hormogonalen dagegen Zellfäden mit unverdickten primären Querwänden, die ein-

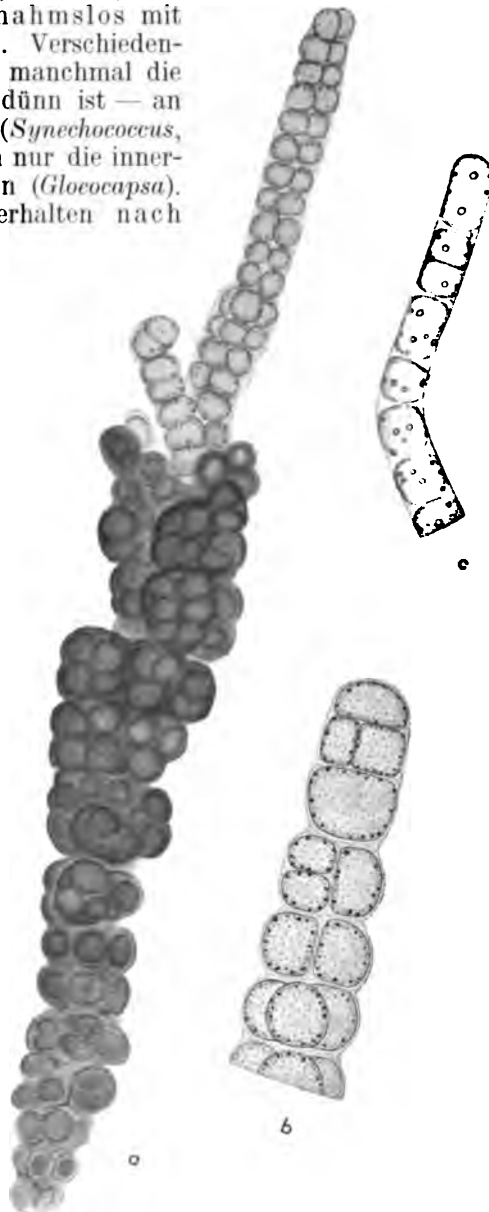


Abb. 47. Fadenbau der Chamaesiphonale *Siphononema polonicum*. *a* Habitusbild: ein alter Faden mit dicken braunen, ineinandergeschachtelten Membranen ist am oberen Ende ausgewachsen; *b* Einzelbild des Endes eines ausgewachsenen jungen Fadens mit dünnen, farblosen Membranen, deren Ineinanderschachtelung eben erkennbar ist; *c* sehr junger, noch einreihiger Faden. — *a* schwach, *b* stärker, *c* noch stärker vergr.; nach Geitler.

fach durch Einwachsen der Längswände gebildet werden. Obwohl auch bei den Hormogonalen die Teilung insofern endogen verläuft, als sie sich innerhalb der Membranscheide abspielt, so ist doch der Vorgang

ein ganz anderer. Im Sinne PASCHERS sind die fadenförmigen Chamaesiphonalen primitiver. Bezeichnend ist, daß nur bei diesen Endosporenbildung, der deutlichste Ausdruck endogener Teilungsvorgänge, vorkommt.

Eine allgemein befriedigende Auffassung der Membranbildungstypen ist vorläufig kaum möglich, da die Kenntnisse über Bau, Wachstum und Verhalten während und nach der Teilung noch sehr lückenhaft sind. Wenn sich die Blaualgen auch in mancher Hinsicht in allgemeinere Zusammenhänge eingliedern lassen, so besitzen sie doch andererseits Eigenheiten, die mit anderen bekannten Vorgängen vielleicht nicht unmittelbar vergleichbar sind.

III. Teilungsrichtung

Arten mit kugeligen Zellen, deren Tochterzellen sich vor der nächsten Teilung trennen, lassen nicht erkennen, ob eine bestimmte Teilungsrichtung festgehalten wird, oder ob ein regelmäßiger oder regelloser Richtungswechsel stattfindet. Manche koloniebildende Arten mit kugeligen

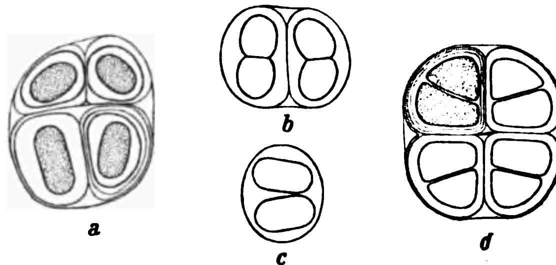


Abb. 48. *a—c Gloeothece rupestris* var. *tepidariorum*; *a* 4zellige Kolonie (die beiden oberen Zellen erscheinen optisch verkürzt); *b* 4zellige Kolonie unmittelbar nach der Teilung: die Schwesterzellen rechts befinden sich im Beginn des „Umkippens"; *c* eine Hälfte von *b*, viel später, die Schwesterzellen sind bereits fast parallel gelagert und in die Länge gewachsen. *d* 16zellige Kolonie von *Chroococcus tenax* (8 Zellen verdeckt): die Wände der letzten Teilung stehen schräg zu den vorhergehenden. Die Protoplasten sind in *a* und *d* links oben durch Punktierung hervorgehoben. — Nach GEITLER.

Zellen zeigen regellose Anordnungen der Zellen und scheinen sich daher nach beliebigen Richtungen zu teilen; es bleibt aber zu untersuchen, ob nicht auch in solchen Fällen bestimmte Gesetzmäßigkeiten vorhanden sind, die nur infolge sekundärer Verlagerungen der Tochterzellen nicht unmittelbar sichtbar werden. Vollkommene Regellosigkeit ist a priori nicht anzunehmen; zumindest dürfte eine bestimmte Einstellung der Teilungsebene durch äußere Reize (Lichteinfall) bewirkt werden können; die Lage der späteren Teilungsebenen kann wohl auch durch die der vorangehenden und durch die Wachstumsrichtung der Tochterzellen bestimmt werden.

Den Grundtypus des Teilungsverhalten stellt vielleicht *Chroococcus* dar. Hier erfolgt ein regelmäßiger Wechsel der Teilungen nach drei aufeinander senkrecht stehenden Richtungen, so daß acht, an den Ecken eines Würfels gelagerte Tochterzellen entstehen (Abb. 30, 32*e*). Dieses Verhalten hängt mit der allgemeinen Tendenz zusammen, die Teilungswände senkrecht zur größten Ausdehnung der Zelle zu bilden (Gesetz

der Minimalflächen): ist der Durchmesser der kugeligen Mutterzelle 2r, so besitzen die beiden halbkugeligen Tochterzellen der 1. Teilung drei Achsen von den Längen r, 2r und 2r, die quadrantenförmigen Tochterzellen nach der zweiten Teilung die Achsen r, r und 2r, die acht Tochterzellen der dritten Teilung die Achsen r, r und r. Die zweite und dritte Teilung halbiert also die „zu langen" Achsen, es erfolgt dadurch eine Art von Einebnung der unsymmetrisch gewordenen Tochterzellen; nach der dritten Teilung wird ein gewisser Gleichgewichtszustand allseitiger Symmetrie wieder erreicht, worauf Wachstum erfolgt (vgl. D I 2). Es ist bemerkenswert, daß auch bei der Endosporenbildung die ersten Teilungen nach dem Prinzip der rechtwinkeligen Durchschneidung ablaufen, so daß Wände minimae areae entstehen[1]).

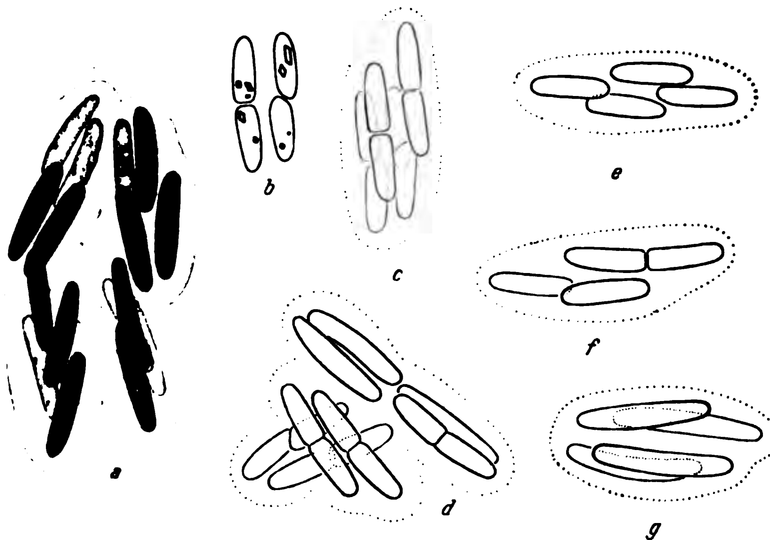


Abb. 49. *Dactylococcopsis linearis.* Koloniebildung (*a* = die Hälfte einer 32zelligen Kolonie; *b* große Kristalle (Schwefel?) in den Zellen; *c*—*g* Teilungsstadien, Vorbeiwachsen der Tochterzellenden). — Nach dem Leben; nach GEITLER.

Tritt bei Formen, die sich in der Weise von *Chroococcus* teilen, nach der dritten Teilung kein Wachstum ein, so werden zu den vorhandenen Achsen schiefe bzw. schräge Wände eingeschaltet (Abb. 48*d*). Die gleiche Erscheinung zeigt sich bei den späteren Teilungen in allseitig gleichmäßig ausgebildeten Endosporangien.

Bei vielen Arten mit kugeligen Zellen fällt die dritte Teilung aus: es wechseln dann regelmäßig zwei aufeinander senkrecht stehende Teilungsebenen miteinander ab (Abb. 33). Dabei kann auffallenderweise die dritte Achse, die nicht zerteilt wird, länger als die beiden anderen Achsen sein (*Merismopedia convoluta*, *Holopedia*); in bezug auf diese Achse sind die beiden Teilungen Längsteilungen.

[1]) In welcher Richtung die erste Teilung in einer völlig kugeligen Zelle erfolgt, ist unbekannt. Es fragt sich, ob eine solche Zelle apolar ist oder von der letzten Teilung her autonom polarisiert ist oder durch Außenbedingungen polarisiert wird.



In der Regel erfolgt bei langgestreckten Zellen die Teilung nur in einer Richtung, und zwar quer (senkrecht auf die Längsachse; Abb. 28, 34 oben). Bleiben die Tochterzellen beisammen, so entstehen fadenartige Kolonien (*Synechococcus elongatus*, *Aphanothece nostochopsis*). Die Tendenz der Minimalflächenbildung ist deutlich. Doch gibt es auch Ausnahmen: *Cyanarcus* und *Chroostipes* teilen sich regelmäßig längs (parallel zur Längsachse).

Ein Verlassen der Teilungsrichtung in langgestreckten Zellen kann bei manchen Arten dadurch vorgetäuscht werden, daß sekundäre Verlagerungen durch Wachstumsvorgänge und Raumbehinderung innerhalb fester, nicht oder kaum mitwachsender Membranhüllen eintreten. Es können dadurch dreidimensionale Kolonien entstehen, obwohl die Teilungen zur Zellachse immer gleich gelagert sind. So erfolgt bei *Gloeothece* nach der Teilung ein charakteristisches „Umkippen" der Tochterzellen (Abb. 48*a*—*c*); die Tochterzellen kommen dadurch parallel zueinander zu liegen und die nächste Querteilung erfolgt senkrecht zur anfänglichen Teilungsrichtung. Im wesentlichen gleiche Vorgänge spielen sich bei der Nannocytenbildung ab (Abb. 34, 36); in den späteren Stadien läßt es sich allerdings kaum mehr entscheiden, ob nicht ein autonomer Richtungswechsel erfolgt[1]).

Eine eigentümliche Art der Bildung zweidimensionaler Zellanordnungen besitzt *Dactylococopsis linearis* (GEITLER 1935; Abb. 49). Die langgestreckten Zellen teilen sich quer. Die von Gallerte zusammengehaltenen Tochterzellen wachsen aneinander vorbei, in der nächsten Teilung aber in einer senkrecht auf die frühere liegenden Ebene. Die Ursache hierfür liegt wahrscheinlich darin, daß die Querwand nicht genau senkrecht auf die Längsachse steht, sondern leicht geneigt ist, wobei die Neigung nach zwei Raumrich-



[1]) Es ließe sich vielleicht annehmen, daß ein Richtungswechsel nach drei aufeinander senkrecht stehenden Achsen potentiell überall vorhanden ist, aber bei Betonung einer Längsachse nicht in Erscheinung treten kann. Eine exakte Behandlung dieser Fragen steht noch aus.

Abb. 50. *Stigonema mamillosum*, Landform mit stark pigmentierten Scheiden; oben Fadenende mit Scheitelzelle, unten älterer Abschnitt mit isolierten Zellgruppen. — Nach GEITLER.

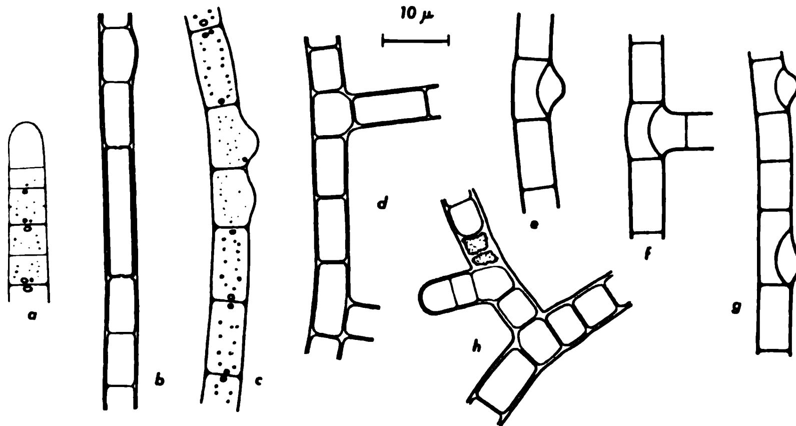


Abb. 51. Aufbau der Fäden in verschiedenen Teilen des Thallus von *Hapalosiphon hibernicus*. *a* Fadenende (Meristem); *b* älterer Teil eines Astes mit langer, ausgewachsener Heterocyste; die benachbarten Zellen wachsen später zur gleichen Länge heran; oben die Anlage eines sekundären Seitenastes; *c* relativer Hautfaden mit zwei Zellen, die sich zur Astbildung anschicken; *d* Hauptfaden und Basis zweier alter Äste: ihre Scheidewand hat sich außerhalb vom Hauptfaden gebildet; *e*—*g* Astbildung unter vorzeitiger Bildung der Scheidewand (die Membranen sind schematisch dargestellt); *h* vorgetäuschte Astbildung („Scheinverzweigung"): an zwei zugrunde gegangenen — punktiert gezeichneten — Zellen ist der unterbrochene Hauptfaden seitlich ausgewachsen. — Nach dem Leben; Original.

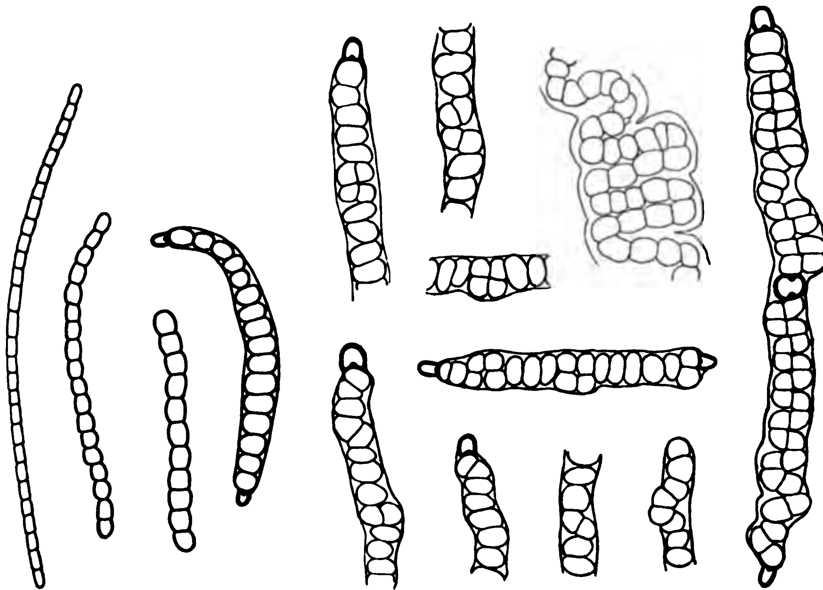


Abb. 52. Hormogonien von *Nostoc punctiforme* (links) und Beginn der Thallusbildung durch Verbreiterung der Zellen und gestauchtes Wachstum unter Bildung einer Scheide; an den Enden und später interkalar (im Bild rechts) bilden sich Heterocysten. Ca. 415fach; nach HARDER.

tungen wechselt. Es ist hier also, trotz langgestreckter Zellform und Querteilung, ein autonomer Richtungswechsel vorhanden.

Das Beibehalten einer einzigen Teilungsrichtung ist bezeichnend für langgestreckte Sporangien (*Stichosiphon*, *Chamaesiphon*) und naturgemäß für fadenförmige Typen, sofern die Fäden einreihig und unverzweigt sind. Die Teilungsebene steht in Fäden nicht immer senkrecht auf die längste Zellachse (bei *Nodularia* und manchen Oscillatoriaceen sind die Zellen kurz scheibenförmig, Abb. 95). Mehrreihige und verzweigte Fäden zeigen einen ± geregelten Teilungswechsel, indem in einer bestimmten Entfernung von der Scheitelzelle Längswände eingeschaltet werden (Abb. 50, 76); in den ältesten Teilen solcher Fäden kann sich ein regelmäßiger Wechsel nach drei Raumrichtungen nach Art der Chroococcaceen einstellen. Eigenartig ist der Richtungswechsel in den Initialzellen der Seitenzweige von *Hapalosiphon*, wo keine Beziehung zur Scheitelzelle besteht, sondern eine beliebige Zelle sich verbreitert und eine seitliche Ausstülpung treibt (Abb. 51).

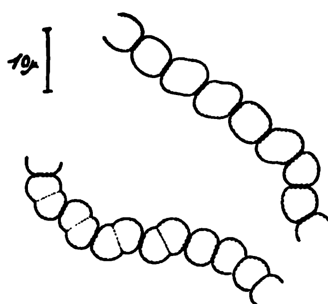


Abb. 53. Stauchungswachstum der Zellfäden aus dem peripheren Teil eines Thallus von *Nostoc commune* (vgl. auch Abb. 17*a*); die Zellen sind vor der Querwandbildung seitlich ausgewachsen. Nach dem Leben; Orig.

In einem gewissen Gegensatz zu den geschilderten Fällen steht der Richtungswechsel der Teilungen in manchen Entwicklungsstadien von *Nostoc*. Die Fäden sind einreihig und unverzweigt. Beim Austreiben der zur Ruhe gekommenen Hormogonien erfolgt eine Querstreckung und hierauf eine scheinbare Längsteilung der Zellen (Abb. 52). In Wirklichkeit liegt hier eine Stauchung vor: die Fadenenden sind durch eine Gallertscheide in bestimmtem Abstand festgelegt, die Zellen wachsen, da in der Längsrichtung keine neue Scheidensubstanz gebildet wird, in die Breite und die Wand stellt sich dann senkrecht auf die Wachstumsrichtung ein. Daß hier tatsächlich ein extrem gestauchter einreihiger, nicht ein zweireihiger Faden vorliegt, zeigt die weitere Entwicklung, während welcher Scheidensubstanz gebildet wird und der Faden sich in Zickzackwindungen ausdehnt (Abb. 52 rechts). Bei manchen Arten oder unter gewissen Außenbedingungen wahrscheinlich bei allen kann von Anfang an durch Bildung weicherer und teilweise mitwachsender Scheiden der Faden in losen Windungen angelegt werden (GEITLER 1921*a*). Ähnliche, aber nicht so extreme Wachstumsvorgänge spielen sich auch an der Peripherie alter *Nostoc*-Lager ab, wo die Scheiden verhältnismäßig fest sind; die Zellen strecken sich hier vor der Teilung schief zur Fadenlängsachse (Abb. 53).

IV. Zellen besonderer Ausbildung

1. Dauerzellen[1])

Dauerzellen finden sich in besonderer morphologischer Ausbildung nur bei Hormogonalen und zwar hauptsächlich bei Nostocaceen und Rivularia-

[1]) = „Sporen" der älteren Autoren.

ceen. Bei Chroococcalen kommen nur in wenigen Fällen (*Gloeocapsa*) dauerzellenartige Bildungen vor; sie sind von vegetativen Zellen nicht recht verschieden, sondern besitzen bloß dichtere und festere Membranhüllen (Abb. 67; NOVACEK 1934). Bei Chamaesiphonalen kommen Dauerzellen überhaupt nicht vor.

Die Dauerzellen entstehen aus vegetativen Zellen unter Reservestoffspeicherung im Protoplasten, Schwund der Assimilationsfarbstoffe und Ausbildung einer dicken, widerstandsfähigen Membran. Es handelt sich also um einen einfachen Ency-

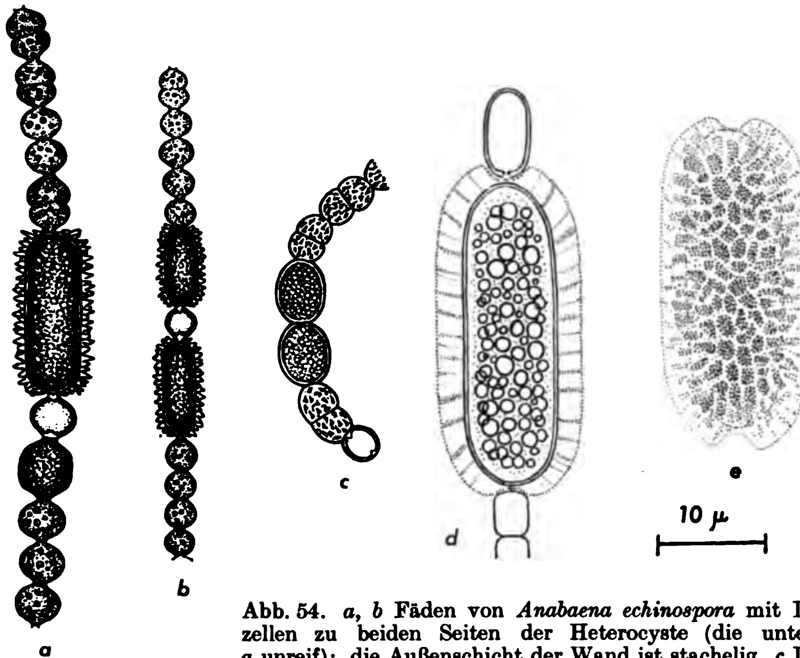


Abb. 54. *a, b* Fäden von *Anabaena echinospora* mit Dauerzellen zu beiden Seiten der Heterocyste (die untere in *a* unreif); die Außenschicht der Wand ist stachelig. *c* Dauerzellen mit glatter Wand in einem Faden von *Anabaenopsis Arnoldii*, nicht in Berührung mit der Heterocyste gebildet. *d, e Cylindrospermum alatosporum*; *d* Dauerzelle im Fadenende unterhalb der endständigen Heterocyste im optischen Längsschnitt; *e* Oberflächenbild: die Außenschicht der Wand besteht aus gegeneinander abgeplatteten Gallertsäulchen. — *a, b* nach SKUJA (*a* stärker als *b* vergr.), *c* nach APTEKARJ, *d, e* Orig., nach Formolmaterial (der Maßstab bezieht sich nur auf *d, e*).

stierungsvorgang. Fast immer erfolgt dabei eine Größenzunahme, die sich auf die Breite wie auf die Länge erstrecken kann (Abb. 54, 57, 58). Die Dauerzellen vermögen ungünstige Vegetationsperioden zu überstehen und bei Eintritt günstiger auszukeimen.

Die Reservestoffspeicherung findet wohl hauptsächlich durch die Bildung vieler und großer Cyanophycinkörner statt (Abb. 54, 57). Das Centroplasma nimmt dabei festgelige Beschaffenheit an, der Chromidialapparat erleidet eine Rückbildung (Abb. 4*e*). Die Plasmodesmen werden aufgehoben.

Die Wand der Dauerzellen wird meist als zweischichtig angegeben. Außer den zwei Schichten ist jedoch wohl immer noch die zarte Eigen-

membran des Protoplasten vorhanden; sie bildet die Haut des späteren Keimlings. Nach FRITSCH entsteht die äußere Wandschicht dadurch, daß auf die verdickt werdende Membran der vegetativen Zelle Scheidensubstanz in dichter Form aufgelagert wird; hierüber sind noch genauere Untersuchungen notwendig. Zu der Auffassung, daß die Außenschicht der Dauerzellwand eine veränderte Innenschichte der Scheide ist, stimmt jedenfalls, daß scheidenlose Blaualgen keine Dauerzellen bilden[1]). Ein Unterschied zu anderen Scheidenbildungen besteht aber darin, daß die Außenmembran in der Regel allseitig ausgebildet ist, also auf die Querwände übergreift. Bei *Anabaena lapponica* ist sie allerdings nach SKUJA ein offener Hohlzylinder. Die Dauerzellen von *Cylindrospermum stagnale* zeigen eine polare Öffnung nur im jungen Zustand (Abb. 57). Bei vielen Arten bleibt die Wand an den Polen jedenfalls dünner oder es sind die Abdrücke der Nachbarzellen sichtbar (Abb. 54 *d*, *e*).

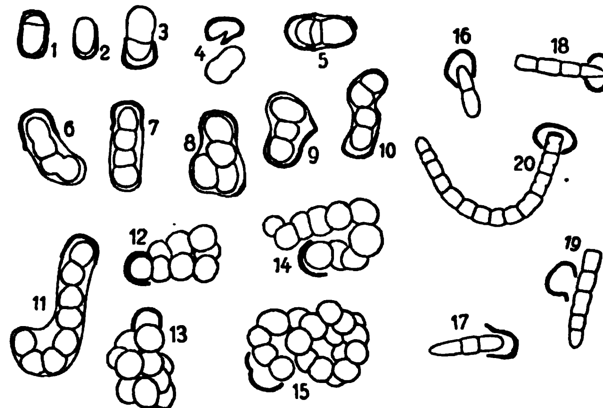


Abb. 55. Keimlinge aus Dauerzellen von *Nostoc punctiforme*; 1—15 unter normalen Bedingungen entstanden, 16—20 auf Nährsalzagar bei schlechter Beleuchtung gebildet. Ca. 500fach, nach HARDER.

Bei *Nostoc ellipsosporum* besteht die Dauerzellwand aus zwei stark lichtbrechenden Schichten, zwischen welchen eine schwächer lichtbrechende, offenbar gallertige Füllsubstanz vorhanden ist (Abb. 56). Mit der Eigenmembran des Protoplasten sind also vier Schichten vorhanden. An den Polen ist die äußere Schicht oft tüpfelartig unterbrochen. Das Verhalten bei der Keimung, das schon BORNET und THURET beschrieben, spricht dafür, daß die äußeren Wandschichten der Scheide entsprechen, da sie unter Aufquellung zur Scheide des Keimlings werden (Abb. 55*c*); auch Doppelbildungen mit gemeinsamer Außenschicht sind in dieser Hinsicht bemerkenswert (Abb. 55*d*).

Die Innenschicht ist immer glatt und farblos und wohl immer sehr fest. Die Außenschichte kann glatt, rauh, papillös, warzig oder stachelig, manchmal auch schleimig sein; sie ist farblos, gelblich, braunrot, braun oder selten (*Cylindrospermum licheniforme* var. *violaceum*) violett. Die Wand gibt keine Zellulosereaktion.

---

[1]) Dauerzellen im morphologischen Sinn! Im physiologischen Sinn kann jede Zelle zu einer „Dauer"zelle werden.

Die Dauerzellen entstehen einzeln oder zu vielen in Reihen. Bei *Nostoc*-Arten können sämtliche Zellen eines Thallus zu Dauerzellen werden. Bei anderen Arten gehen die Dauerzellen nur aus bestimmt gelagerten Fadenzellen hervor, so bei *Cylindrospermum* und manchen *Anabaena*-Arten nur aus den Nachbarzellen der Heterocysten, bei Rivulariaceen nur aus den basalen Fadenabschnitten (Abb. 54, 57, 58); bei anderen *Anabaena*-Arten, bei *Anabaenopsis* (Abb. 54*c*) und bei *Nodularia* entstehen die Dauerzellen dagegen von den Heterocysten entfernt (aus Zellen, die durch mehrere vegetative Zellen von den Heterocysten getrennt sind). In den Fällen bestimmter Lagerung neben den Heterocysten ist die Zahl der Dauerzellen in einem Faden oder Fadenabschnitt auf eine oder wenige beschränkt, sonst bilden sich lange Ketten. Bei Arten, die nur einzelne Dauerzellen bilden, sind sie auffallend größer als die vegetativen Zellen. Es scheint, als ob in diesen Fällen ganze Fäden oder Fadenabschnitte durch Stofflieferung an der Dauerzellbildung beteiligt wären (vgl. auch Abschn. 3).

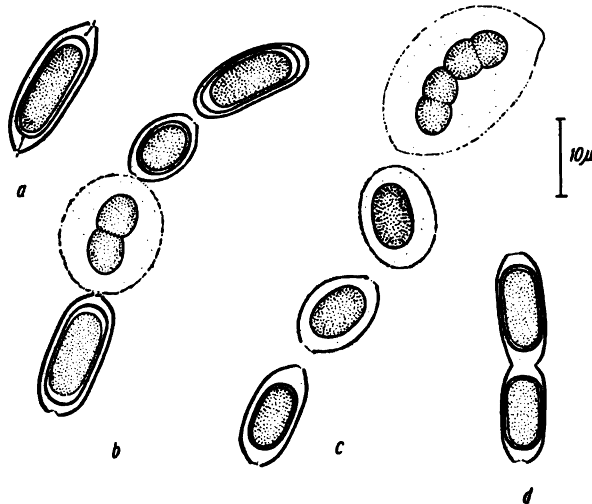


Abb. 56. Dauerzellen von *Nostoc ellipsosporum* und ihre Keimung. *a* reife Dauerzelle, an den Polen Tüpfel mit Plasmaresten; *b* Kette von vier Dauerzellen, die eine zu einem zweizelligen Keimling ausgewachsen; *c* Keimungsstadien, von unten nach oben fortschreitend: es verquellen der Reihe nach die innerste, mittlere, äußerste Membranschichte und werden zur Scheide des Keimlings (oben); *d* zwei Dauerzellen mit gemeinsamer Außenschicht. — Formolmaterial, die Protoplasten sind samt Eigenmembran von der Dauerzellwand etwas abgehoben; nach GEITLER und RUTTNER.

Die Bildung der Dauerzellen steht in deutlicher Beziehung zu den Außenbedingungen (GLADE, HARDER 1917); verursachend ist wohl vor allem das Fehlen von Mineralsalzen; Austrocknung wirkt wohl nur indirekt (die meisten Dauerzellen entstehen submers). Vielfach können noch wenigzellige Keimlinge wieder in Dauerzellbildung übergehen. Bei manchen Pflanzen scheint aber ein gewisses Alterstadium nötig zu sein, so bei *Gloeotrichia* (Abb. 58), die einzelne, sehr große Dauerzellen bildet; auch dies spricht dafür, daß vielleicht mehrere Zellen an der Bildung beteiligt sind.

Die Keimung der Dauerzellen (Borzi, Bornet und Thuret, Geitler 1921a, Glade, Harder 1917, 1918) erfolgt unter „Sprengung“ der Membran, der wohl eine partielle Verschleimung vorangeht, oder unter völliger Verschleimung der Wand (Abb. 55, 56). Bei manchen Arten scheint das Austreten des Keimlings an beliebigen Stellen stattzufinden, bei anderen werden die Pole oder Längsseiten — wohl die Stellen geringsten Widerstands — bevorzugt. Der Keimling kann ungeteilt die Membran sprengen, oder er teilt sich noch innerhalb der geschlossenen Dauerzellwand.

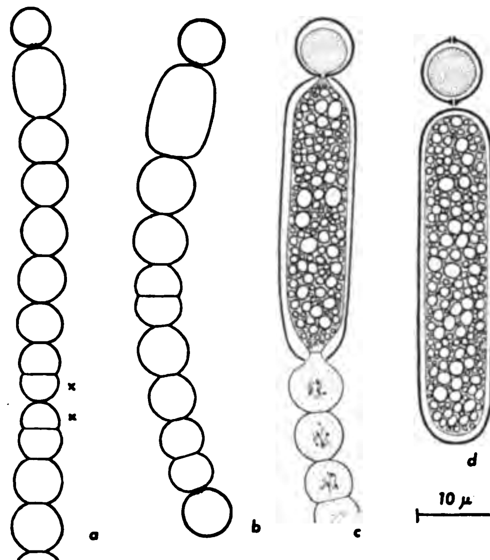


Abb. 57. Paarweise interkalare Bildung der eintüpfeligen Heterocysten und der Dauerzellen bei *Cylindrospermum stagnale* fa. (?). *a* Teil eines Zellfadens mit endständiger Heterocyste, in dessen Mitte eben zwei kleine Zellen (×) entstanden sind, die später zu Heterocysten werden; zwischen ihnen reißt der Faden entzwei. *b* ein so entstandener Teilfaden; die an die ältere Heterocyste (im Bild oben) grenzende Zelle wird zur Dauerzelle. *c* mittleres Stadium der Dauerzellbildung; infolge Fixierungsschrumpfung ist der Zusammenhang zwischen den von zarten Eigenmembranen umgebenen Protoplasten der Heterocyste, Dauerzelle und angrenzender vegetativer Zelle deutlich erkennbar; die Dauerzellwand ist an den Polen noch offen. *d* reife Dauerzelle mit an den Polen geschlossener Wand; die anhaftende Heterocyste ist in diesem Fall einzeln interkalar entstanden (2 Tüpfel!). — Fixiert mit Flemming-Benda; Orig.

Zu Beginn der Keimung erfolgt Ergrünen und Abbau der Reservestoffe. Infolge von Stauchungswachstum sehen die Keimlinge oft etwas abweichend aus; außerdem unterscheiden sie sich von den vegetativen Fäden dadurch, daß ihre Zellen größer sind, und zwar um so mehr, je größer die Dauerzellen waren. Die ersten Teilungen solcher Keimlinge, während welcher die Normalgröße wiederhergestellt wird, verlaufen ohne nennenswertes Wachstum und daher sehr schnell. Harder (1918) beobachtete, daß einen Tag alte Keimlinge von *Cylindrospermum* 15—20 Zellen besaßen. Die Keimfäden sind oft als Hormogonien ausgebildet, d. h. bewegen sich kriechend hin und her (Harder).

Die Keimungsbedingungen sind erst in wenigen Fällen genauer untersucht worden (GLADE, HARDER). Außer Wasser müssen Mineralsalze vorhanden sein (nach GLADE jene, die zur Bildung der Dauerzellen Anlaß gegeben haben). Nach HARDERS Beobachtungen an *Nostoc*, *Anabaena* und *Cylindrospermum* ist ferner Licht nötig, und zwar nicht nur als vorübergehender Reiz, sondern während der ganzen Dauer der Keimung (Assimilationsleistung! durch organische Ernährung läßt sich die Lichtwirkung ersetzen). Die Keimungsgeschwindigkeit ist innerhalb gewisser Grenzen arteigentümlich. Die Dauerzellen sind ohne Ruheperiode keimungsfähig.

Über die Länge des Zeitraums, während welcher die Dauerzellen keimfähig bleiben, liegen keine exakten Untersuchungen vor. BRISTOL-

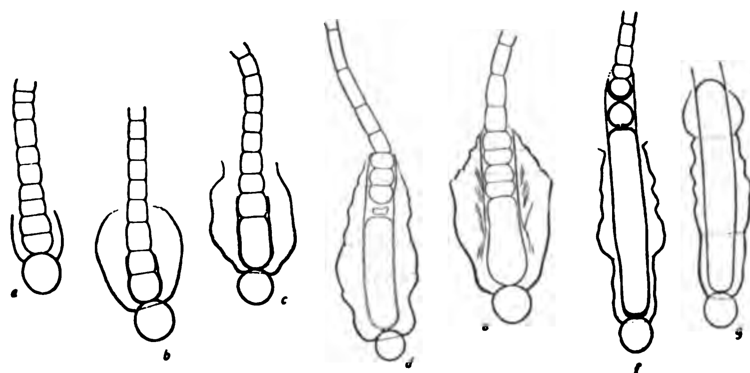


Abb. 58. Basalteile verschieden alter Fäden von *Gloeotrichia Raciborskii* var. *Lilienfeldiana* in Dauerzellbildung. *a*, *b* vor, *c*—*e* während der Bildung der Dauerzellen, *f*, *g* mit reifen Dauerzellen; die Dauerzellen sind von einer blasigen Gallerthülle (Scheide) umgeben; sie entstehen aus der Nachbarzelle der basalen Heterocyste, die sich außerhalb der Scheidenhülle befindet. — Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER.

ROACH macht die kaum glaubwürdige Angabe, daß Dauerzellen 70 Jahre keimfähig bleiben! Nach eigenen Erfahrungen keimen zwei Jahre alte im Herbar aufgehobene (nicht vergiftete) Dauerzellen von *Anabaena* und *Cylindrospermum* nicht mehr aus.

2. Hormocysten

Hormocysten sind Dauerstadien ganzer Fadenabschnitte von Hormogonalen (BORZI 1914). Die Wand solcher „Sammeldauerzellen" wird von der gesamten Scheide, die verfestigt und an den Enden geschlossen wird, gebildet. Die Membranen der Einzelzellen werden in typischen Fällen wohl verdickt, in anderen kann der Zellfaden auch unverändert bleiben (CHOLNOKY).

Morphologisch distinkte Hormocysten kommen nur bei wenigen Scytonemataceen und Stigonemataceen vor (morphologisch nicht besonders ausgestaltete Fadenfragmente mit Dauerfunktion sind weiter verbreitet). Sie entstehen terminal oder interkalar und setzen sich nur aus wenigen Zahlen zusammen (Abb. 59). Häufig wandeln sich kurze Seitenzweige in Hormocysten um. Sie lösen sich in der Regel von der

Mutterpflanze, können aber auch in Verbindung mit ihr austreiben und das Wachstum des betreffenden Fadens unmittelbar fortsetzen (Abb. 59*f*). Aus einer Hormocyste entsteht wohl immer nur ein einziger Keimling; die Hormocysten sind also nur Fadenstücke, die vorübergehend Teilung und Wachstum eingestellt haben.

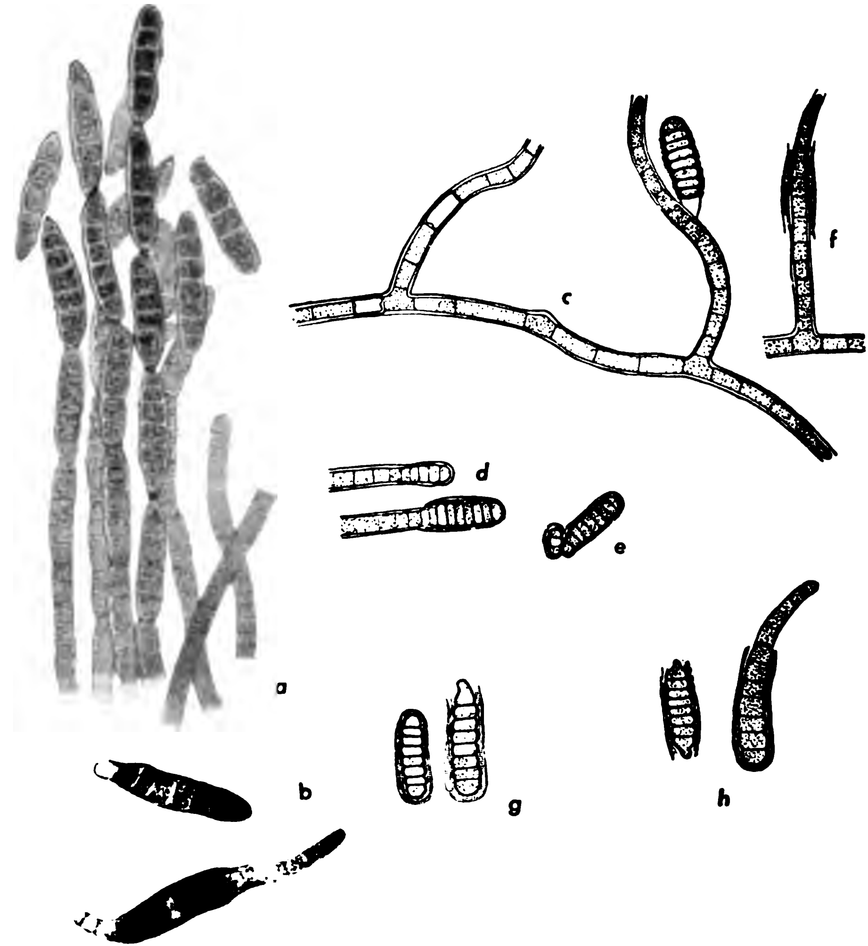


Abb. 59. Hormocystenbildung bei *Leptopogon intricatus* (*a*, *b*) und *Westiella lanosa* (*c*—*h*); *b*, *g*, *h* auskeimende Hormocysten, *f* eine nicht abgefallene Hormocyste, die keimt und den Faden fortsetzt. — *a*, *b* nach BORZI, *c*—*h* nach FRÉMY.

3. Heterocysten[1])

Als Heterocysten werden eigenartige Zellen bezeichnet, die bei fast allen Hormogonalen mit Ausnahme der Oscillatoriaceen regelmäßig vorhanden sind. Ihre Funktion hat viele Vermutungen veranlaßt, ist aber bis heute nicht befriedigend geklärt.

[1]) = Grenzzellen der älteren Autoren.

Die Heterocysten entstehen aus vegetativen Zellen unter Vergrößerung, Verdickung der Wand und Schwund der Assimilationsfarbstoffe; durch das Zurückbleiben der Karotinoide wird der Inhalt orangefarbig oder gelb. Die Plasmodesmen bleiben im Gegensatz zum Verhalten der Dauerzellen lange erhalten, wobei auffallende oft ringwallartig verdickte Tüpfel entstehen (Abb. 54, 57, 60, 61).

Die Wandverdickung beruht hauptsächlich auf der Ausbildung einer inneren Membranschicht, die aus Zellulose besteht (BRAND, GEITLER, KLEIN, KOHL). Außer der eigentlichen zweischichtigen Wand besitzt der Protoplast noch eine dünne Eigenmembran, die bei Schrumpfung des Protoplasten und beim Absterben deutlich wird. Die Zelluloseschicht ist schon im Leben an ihrer starken Lichtbrechung erkennbar. Die äußerste

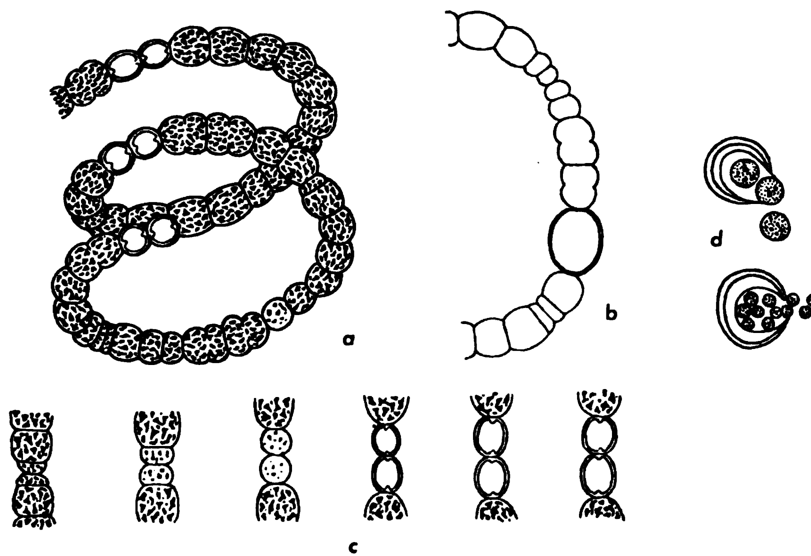


Abb. 60. *a—c* Paarweise Entstehung der interkalaren (zweitüpfeligen) Heterocysten von *Anabaenopsis Arnoldii* aus kleinen Zellen, zwischen welchen der Faden später auseinander bricht (im Faden *b* ist eine Dauerzelle vorhanden, in *a* und *c* enthalten die vegetativen Zellen Gasvakuolen). *d* Bildung kleiner Fortpflanzungszellen aus Heterocysten von *Anabaena Cycadeae*. — *a—c* nach APTEKARJ, *d* nach SPRATT.

Wandschicht ist mehr gallertig ausgebildet; bei manchen Arten bläht sie sich blasig auf und steht dann oft weit ab. Manchmal wird die Außenschicht an den Querwänden stark verdickt.

Stapelung von Assimilation findet in den Heterocysten nicht statt. Doch liegt häufig vor den Tüpfelkanälen an den Polen je ein großes Cyanophycinkörnchen (KOHLS „Verschlußkörper"). Die fertig ausgebildeten Heterocysten gehen normalerweise unter Verflüssigung der Endoplasten oder Vakuolisation zugrunde.

Die Heterocysten bilden sich in vielen Fällen aus jungen, eben entstandenen Tochterzellen. An *Nodularia* läßt sich leicht verfolgen, wie von zwei Schwesterzellen die eine heranwächst und sich weiter teilt, während die andere sich in eine Heterocyste umbildet. Bei *Anabaenopsis*

entstehen die Heterocysten durch eine eigentümlich inäquale Teilung kleiner Zellen (Abb. 60*a*—*c*); ähnlich verhalten sich manche andere Arten (Abb. 57). In anderen Fällen können sich wohl auch alte Zellen in Heterocysten umbilden (so an der Fadenbasis von Rivulariaceen, an der Basis der Scheinäste von Scytonemataceen).

Die Gestalt der Heterocysten gleicht der der vegetativen Zellen, aus welchen sie entstanden sind: aus Spitzenzellen hervorgegangene sind kegelförmig (Abb. 54*d*), interkalar entstandene tonnenförmig, oft sehr lang (Abb. 51*b*) usw. Zweiteilige (biskuitförmige) Gestalten zeigen Heterocysten, die aus unvollkommen geteilten Zellen gebildet wurden.

Die Heterocysten sind meist größer als die vegetativen Zellen, da sie während ihrer Bildung wachsen. Entstehen sie jedoch aus besonders kleinen Zellen, wie den Endzellen mancher Nostocaceen mit verjüngten Fadenenden, so sind sie auch im ausgewachsenen Zustand kleiner als andere Fadenzellen.

Bildet sich eine interkalare vegetative Zelle in eine Heterocyste um, so besitzt diese zwei Tüpfelkanäle, eine aus einer Endzelle entstandene Heterocyste hat dagegen nur einen Tüpfelkanal an der an die vegetative Zelle grenzenden Seite („interkalare" und „terminale" Heterocysten). Terminale Heterocysten bilden sich auch innerhalb von Fäden, wenn der Fadenverlauf unterbrochen wird (z. B. durch absterbende Zellen).

Die Heterocysten entstehen in der Regel einzeln, selten zu zweien gleichzeitig. In letzterem Fall sind sie entweder interkalar (zweitüpfelig) wie bei *Anabaenopsis* (Abb. 60*a*—*c*), oder, wenn der Fadenverlauf bereits vor der Heterocystenbildung unterbrochen wird, terminal-eintüpfelig (Abb. 57). Die häufig auftretenden Ketten von Heterocysten entstehen dadurch, daß nacheinander einzelne Heterocysten gebildet werden. In diesem Fall kann die Bildung nach beiden Seiten im Faden fortschreiten, wenn die erste Heterocyste interkalar war, oder nur nach einer Seite, wenn sie endständig war. An der der ersten Heterocyste zugekehrten Seite besitzen die weiteren Heterocysten keinen Tüpfel, da die Plasmodesmen aufgehoben werden, bevor die nächst ältere Heterocyste entsteht.

Das Auftreten der Heterocysten wird nicht so deutlich von Außenbedingungen bestimmt wie die Dauerzellbildung. Von Ausnahmen abgesehen treten Heterocysten in jedem Freilandmaterial zu allen Jahreszeiten in der für die betreffende Art bezeichnenden Weise auf. Sie werden in allen Phasen des vegetativen Lebens gebildet; nur in den Hormogonien fehlen sie. Andererseits gibt es Fälle, wo Heterocysten in besonders großen Mengen auftreten (z. B. in alten Kulturen); auch wenigzellige Keimlinge bilden manchmal Heterocysten (sogar die erste Keimlingszelle kann zu einer Heterocyste werden — CANABAEUS, GEITLER). Eine gewisse Abhängigkeit von den Außenbedingungen besteht also jedenfalls. Es zeigt sich allgemein ein gewisser Antagonismus zwischen der Höhe der Teilungsfrequenz und Heterocystenbildung (Heterocysten finden sich daher nie in Meristemen und den als freigewordene Meristeme aufzufassenden Hormogonien).

Interkalare Heterocysten werden häufig in bestimmten Abständen in den Zellfäden gebildet (am auffallendsten bei *Nodularia*; vgl. E II 3c). Terminale Heterocysten treten regelmäßig am Ende von im Wachstum gehemmten Seitenzweigen bei Nostochopsidaceen auf (Abb. 81, 82), an der Basis der Fäden von Rivulariaceen (Abb. 58, 87) und Scytonemata-

ceen usw. Hierbei handelt es sich um eine innere durch eine bestimmte Organisation der Fäden gegebene Bedingtheit. Diese drückt sich auch in den Fällen aus, wo Heterocysten an den gleichen Stellen wie die Dauerzellen entstehen (*Gloeotrichia*, *Cylindrospermum*).

Bei manchen *Anabaena*-Arten entstehen die Dauerzellen und Heterocysten an den gleichen Stellen, bei anderen an verschiedenen. Das

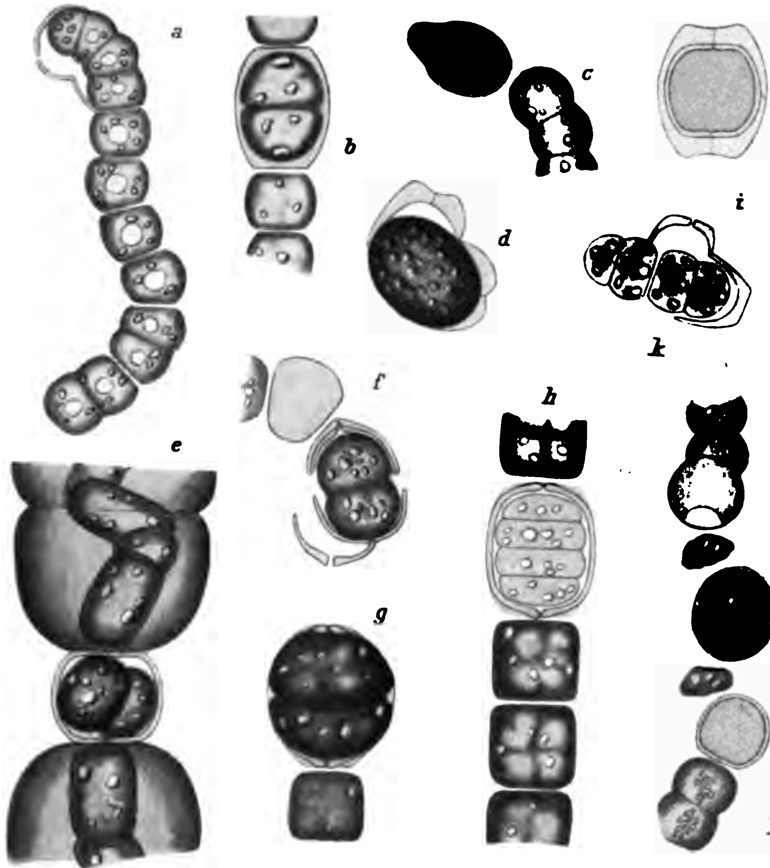


Abb. 61. Keimlinge aus Heterocysten. *a—d, i, k Nostoc commune* (*i* = eine ungekeimte Heterocyste mit dicker Außenwandschicht); *e Nostoc ellipsosporum, f, l Nostoc Linckia, g, h Anabaena variabilis* (in *h* ein steckengebliebener Keimling). *k* künstlich gefärbt (Zentralkörper!), die anderen nach dem Leben; nach GEITLER.

letztere Verhalten läßt sich vielleicht aus einem allgemein zu beobachtenden Abwechseln in der Bildung von Dauerzellen und Heterocysten verstehen. So bildet die Endzelle von *Cylindrospermum* in der Regel eine Heterocyste, die subterminale Zelle eine Dauerzelle (Abb. 54*d, e*). Manchmal wird jedoch die terminale Zelle zu einer Dauerzelle, die dann die gleiche kegelige Gestalt wie die Heterocyste besitzt. In anderen Fällen entsteht eine terminale Heterocyste, aber die subterminale Zelle wird nicht zu einer Dauerzelle, sondern wandelt sich in eine zweite Hetero-

cyste um. Bei *Nostoc insulare* (Borzi 1907) entstehen in ziemlich regelmäßigen Abständen Heterocysten, die sich aber während ihrer Entwicklung in Dauerzellen umbilden; in diesem Fall handelt es sich also um ein richtiges „Vikariieren". Das verschiedene Verhalten von *Anabaena*-Arten läßt sich wohl daraus erklären, daß in einem Fadenstück zwischen zwei Heterocysten entweder wieder eine Heterocyste und an ihren Seiten dann Dauerzellen gebildet werden können, oder daß statt jener Heterocyste sofort eine Dauerzelle (die dann keine Heterocyste zur Nachbarin hat) entsteht.

Das verschiedene Verhalten im Auftreten von Heterocysten und Dauerzellen hängt jedoch wohl noch mit einem anderen Umstand zusammen. In den Fällen, wo die Dauerzellen konstant neben den Heterocysten gebildet werden, sind die Dauerzellen auffallend groß und entstehen nur in geringer Zahl; in den anderen Fällen entstehen zahlreiche, von den vegetativen Zellen nicht sehr verschiedene Dauerzellen. Im ersten Fall könnten die Stellen, an welchen die Heterocysten liegen, „Bildungsherde" sein, wohin die von mehreren Fadenzellen beigesteuerten Nährstoffe strömen, während im anderen Fall jede Fadenzelle autonom zu einer Dauerzelle wird. Die mit den bestimmten Lagen der Heterocysten verknüpften Probleme lassen sich erst lösen, wenn eine Analyse der Längsdifferenzierung der Fäden in physiologischer Hinsicht gelungen ist.

Über die Rolle, welche die Heterocysten im Leben der Pflanze spielen, sind sehr verschiedene Auffassungen geäußert worden. Borzi (1905), Turchini und Kohl meinen, daß die Funktion der Heterocysten darin besteht, den Fadenverlauf zu unterbrechen, dadurch ein unbegrenztes Längenwachstum zu verhindern, Anlaß zur Scheinastbildung zu geben und den Austritt der Hormogonien einzuleiten. Diese Vorgänge kommen jedoch viel häufiger ohne Mitwirkung von Heterocysten zustande. Außerdem gibt es ja nicht nur interkalare Heterocysten, sondern auch an der Basis oder selbst an der Spitze (*Nostochopsis*) von Ästen liegende.

Hieronymus und Hegler faßten die Heterocysten als Reservestoffbehälter auf; die Reservestoffe sollten die polaren Cyanophycinkörner sein. Die genauere Untersuchung zeigt aber, daß die Bildung der Heterocysten mit einem Abbau der Reservestoffe beginnt; die polaren Körnchen sind nur die letzten Reste der den vegetativen Zellen eigentümlichen Inhaltskörper.

Die Hypothese der Reservestoffspeicherung hat neuerdings Canabaeus in anderer Form aufgegriffen und durch experimentelle Untersuchungen in diesem Zusammenhang bemerkenswerte Tatsachen aufgefunden. Bei Zusatz bestimmter Salze (NaCl, KCl u. a.) zur Nährlösung werden die Heterocysten vergrößert, bei Anwesenheit anderer (Fe-, Ca-, Ni-Salze) werden kleinere Heterocysten gebildet. Die fördernde Wirkung geht von den Anionen aus, während Kationen hemmend wirken. Die Heterocysten besitzen also jedenfalls einen anderen Stoffwechsel als vegetative Zellen. Canabaeus nimmt an, daß in den Heterocysten ein Enzym enthalten ist; die Heterocysten wären also Enzymspeicher (das Enzym soll mit dem zum Zweck der Gärung bei der Gasvakuolenbildung entstehenden identisch sein). Die Voraussetzung für diese Auffassung ist, daß die Heterocysten Stoffe an andere Fadenzellen abgeben können; dies ist im Hinblick auf die auffallenden Tüpfelbildungen nicht unwahrscheinlich.

Eine weitere Deutungsmöglichkeit — die mit der Enzymspeicherhypothese nicht in Widerspruch steht — besteht in der Annahme, daß die Heterocysten funktionslos gewordene Fortpflanzungsorgane sind (BRAND, GEITLER, SPRATT). Nachdem PRINGSHEIM (1855) und BORNET und THURET (S. 94) ausnahmsweise Ergrünung des Heterocysteninhalts und BRAND gelegentliche Teilung und Austritt eines Keimlings beobachteten, beschrieb SPRATT an *Anabaena Cycadeae* Vielzellbildung in den Heterocysten, Austreten der isolierten Tochterzellen und Heranwachsen derselben zu — allerdings abnorm kleinen — Keimfäden (Abb. 60 *d*)[1].

Ausgedehnte Untersuchungen zeigten dann, daß Keimungen oder Ansätze zu Keimungen, wenn auch als Ausnahmen, so doch nicht so selten vorkommen, wie man früher annahm (GEITLER 1921 b, HOLLERBACH 1928, STEINECKE 1932). Im Gegensatz zu den Beobachtungen SPRATTS verhielten sich die Heterocysten immer wie die Dauerzellen, d. h. lieferten einen einzigen, fadenförmigen Keimling von normalem Aussehen (Abb. 61). Besonders bemerkenswert verhielt sich in einem Versuch *Nostoc commune*: in während des Winters gesammelten Thalli waren die vegetativen Zellen zugrunde gegangen; in Nährlösung übertragen keimten nur die Heterocysten aus. Eine ähnliche Beobachtung liegt für *Tolypothrix Elenkinii* vor (HOLLERBACH). In diesen Fällen traten tatsächlich Heterocysten an die Stelle von Dauerzellen. Manchmal verschwindet die Zelluloseschicht bei der Keimung und wird vielleicht als „Reservezellulose" verwendet.

Diese Keimungen lassen sich in dem Sinn auffassen, daß ein „Zurückfallen" in die ursprüngliche, gewöhnlich verlorengegangene Funktion eingetreten ist. CANABAEUS meint dagegen, daß die Keimungen einfach der Ausdruck der Omnipotenz der Zellen sind. Eine endgültige Lösung des Heterocystenproblems steht noch aus.

V. Hormogonien; Bewegung der Oscillatorien

Hormogonien sind wenig- bis vielzellige, einreihige Stücke von Zellfäden, die aus der Scheide ausschlüpfen und sich aktiv bewegen. Die Bewegung besteht in einem Kriechen in der Richtung der Längsachse und ist umkehrbar. Als Hormogonien können bereits die Keimlinge aus Dauerzellen ausgebildet sein (HARDER). Entstehen die Hormogonien aus dem Thallus, so zeigt sich je nach der Höhe der Thallusdifferenzierung ein verschiedenes Verhalten: bei einfach gebauten Formen können die Hormogonien aus allen Teilen gebildet werden, in anderen Fällen entstehen sie nur aus den jüngsten Abschnitten, also aus den Enden von Seitenzweigen oder aus ganzen Seitenzweigen (Abb. 62, 77, 83), bei Rivulariaceen aus dem interkalaren Teilungsgewebe zwischen Haar und Fadenbasis (Abb. 63). Manche landbewohnende *Stigonema*-Arten sind fast regelmäßig mit besonders gestalteten Ästen besetzt, welche fertige, ausschlüpfbereite Hormogonien enthalten.

---

[1]) Die Beobachtungen SPRATTS blieben bisher unbestätigt (auch bei mehrmaliger Nachuntersuchung). Die Bilder sind nicht ganz verständlich, da die Tochterzellen den Raum in der Heterocyste nicht ausfüllen, sondern in einer unbestimmten Masse liegen, wodurch der Eindruck „freier Zellbildung" entsteht. Die kleinzelligen „Keimfäden" können auch nur Involutionsformen sein (vgl. Abb. 12).

Die Hormogonien lösen sich aus dem Verband an absterbenden Zellen, manchmal auch scheinbar spontan. Nach BORNET und THURET werden bei Rivulariaceen Ringe gebildet, die aus interzellulär ausgeschiedener Substanz bestehen sollen (Abb. 63); wahrscheinlich handelt es sich aber um abgestorbene Zellen, die durch den Turgordruck der Nachbarzellen innerhalb der Scheide zu einem Ring gepreßt werden.



Abb. 62. Hormogonienbildung aus den aufrechten Seitenästen von *Fischerella muscicola*: der ganze Zellfaden oder sein oberer Teil tritt aus der Scheide aus. — Ca. 330fach; nach BORNET und THURET.



Abb. 63. Hormogonienbildung aus der Fadenzone unterhalb des Haares bei *Calothrix confervicola*; die Zellfäden zerfallen in eine große Zahl kurzer Hormogonien; zwischen ihnen liegen Ringe (Spaltkörper), welche den Zerfall bewirkten (deutlich erkennbar in den leeren Scheiden, aus welchen die Hormogonien bereits austraten). Ca. 160fach; nach BORNET und THURET.

Die Länge der Hormogonien wechselt von mehreren 100 Zellen bis zu 3—4 Zellen (Abb. 65); die Zahl derZellen ist innerhalb bestimmter Grenzen arteigentümlich. Die aus wenig differenzierten Thalli entstandenen Hormogonien sind in der Regel völlig symmetrisch, in anderen Fällen werden die durch den Entstehungsort bedingten Gestalteigentümlichkeiten beibehalten: so sind die Hormogonien von *Fischerella* am einen Ende — dem Scheitel des ehemaligen Seitenastes — oft breiter (Abb. 62), die von *Stigonema minutum* zeigen leichte Asymmetrien statt genauer Turgorformen (Abb. 65).

Für alle Hormogonien ist, solange sie beweglich sind, bezeichnend, daß die Zellen nur ihre dünne, elastische Eigenmembran besitzen. Es sind also keine Scheiden vorhanden; doch wird bei der Bewegung Schleim ausgeschieden. Scheiden werden erst wieder gebildet, wenn das Hormogonium zur Ruhe gekommen ist (Abb. 52). Die Hormogonien stellen nicht nur eine morphologische, sondern auch eine physiologische Einheit dar (Plasmodesmen!): bei *Oscillatoria* können sich zu kleine (wenigzellige) Stücke nicht mehr bewegen (G. Schmid). An sehr langen Hormogonien können allerdings die Enden gegenläufige Bewegungen ausführen (Harder).

Die Zellfäden der scheidenlosen Oscillatorien und die mancher *Phormidium*- und *Cylindrospermum*-Arten, deren Scheiden verschleimen, bewegen sich unter geeigneten Lebensbedingungen dauernd. Die Hormogonienbildung, die sonst nur ein bestimmtes Fortpflanzungsstadium darstellt, ist hier die gewöhnliche vegetative Entwicklungsphase; in diesen Fällen erfolgt während der Bewegung auch Teilung und Wachstum, was bei den Hormogonien im engeren Sinn nicht der Fall ist.

Bei vielen *Oscillatoria*-Arten (nicht z. B. bei *Oscillatoria rubescens*) ist die Kriechbewegung in der Längsrichtung mit einer Rotation um die Längsachse verbunden; ein Punkt auf der Fadenoberfläche beschreibt also eine Schraubenlinie. Dieses Verhalten ist wohl die zwangsläufige Folge des inneren Schraubenbaus der Zellfäden (Abb. 5), also keine Bewegungsphänomen, das auf einen anderen Mechanismus als in nicht rotierenden Fäden schließen ließe. Die Drehungsrichtung ist konstant, es gibt rechtsdrehende und linksdrehende Arten (Correns 1897, G. Schmid). Sind um die Längsachse rotierende Fäden gebogen, so scheint die Spitze in der Horizontalprojektion Pendelbewegungen auszuführen. Liegen viele unter Rotation kriechende Fäden in dichten Klumpen beisammen, so zeigen sie in Zusammenhang mit ihrer großen Elastizität durch entstehende Spannungen und deren Ausgleich mannigfache zusammengesetzte Bewegungen.

Der Bewegungsmechanismus ist dem Anschein nach in allen Fällen grundsätzlich gleich. Es wurden allerdings fast ausschließlich Oscillatorien untersucht; nur Harder beschäftigte sich mit den Hormogonien der Nostocaceen. Von den älteren mit unzulänglichen Mitteln durchgeführten Beobachtungen Kützings (1843), Freseniuss (1845), Nägelis (1849) und den Fehlbeobachtungen Phillips (1904[1]) abgesehen, liegen folgende Angaben vor.[2])

---

[1]) Phillips meinte Cilien gesehen zu haben; es handelt sich aber um epiphytische Bakterien.

[2]) Die Bewegung wurde bereits in der 2. Hälfte des 18. Jahrhunderts gesehen (de Saussure, Ingen-Housz, Adanson 1767, Corti 1774, Fontana 1776, O. F. Müller 1783); weiterhin beschäftigten sich mit ihr Vaucher, Nees v. Esenbeck, de Candolle und viele andere (einen genauen historischen Überblick gibt Hansgirg 1887).

Engelmann (1879) meinte eine extrazelluläre Protoplasmaschicht annehmen zu können, welche die Bewegung verursachen sollte; diese unbewiesene Ansicht fand keine Anhänger. Nach unseren heutigen Kenntnissen von der Beschaffenheit des Blaualgenprotoplasmas erscheint das Vorhandensein einer relativ dünnflüssigen Plasmaschichte unmöglich. Lauterborn und besonders Correns (1897) wiesen ausführlich nach, daß bei der Bewegung in bestimmter Weise Schleim ausgeschieden wird; Schröder meinte dann, daß durch die Quellungsenergie dieses Schleims der Faden fortbewegt wird. Dieser Gedanke ist durch Fechners Untersuchungen an Oscillatorien populär geworden. Harder nahm die gleiche Bewegungsursache für die Nostocaceenhormogonien an. In eine

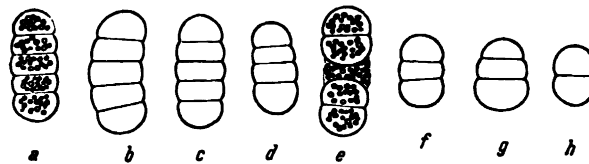


Abb. 65. Hormogonien von *Stigonema minutum*; in *e* sieht man den durch Zugrundegehen einer interkalaren Zelle hervorgerufenen Zerfall in 2- und 3zellige Teilhormogonien; in *a* und *b* wurden die charakteristischen Cyanophycinkörnchen eingezeichnet. Nach Geitler.

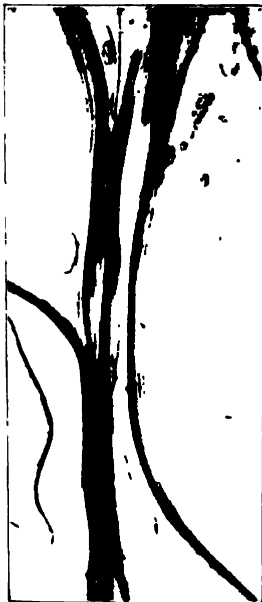


Abb. 64. Kriechende Fäden von *Oscillatoria sancta*, welche die durch die Transversalwellen hervorgerufenen wandernden Lichtreflexe erkennen lassen. Photo nach Ullrich.

besondere Fassung brachte Prell die Schleimausscheidungshypothese, indem er annahm, daß die Fäden „Schleimfüßchen" ausscheiden, die bei ihrem Austreten unter Verquellung umkippen und den Faden in entgegengesetzter Richtung fortschieben.

In ein neues Licht wurde das Problem durch die Untersuchungen von G. Schmid gerückt (1918, 1921, 1923), der die Quellungsanisotropie des Schleims, die die Voraussetzung für die Fechnersche Auffassung ist, nicht bestätigt fand, und daher die Schleimausscheidung als lokomotorische Kraft nicht gelten lassen konnte. Schmid vermutete, daß die Bewegungsursache longitudinale Kontraktionswellen sind. Ullrich (1926, 1929) hat diese Wellen dann — auch für *Beggiatoa* — eindeutig nachweisen können, und zwar teils durch Beobachtung der mit ihnen verbundenen Transversalwellen, die an kriechenden Fäden bei bestimmter Beleuchtung als entlang wandernde Lichtreflexe sichtbar werden (Abb. 64), teils durch stereoskopische Betrachtung von aufeinanderfolgenden Einzel-

bildern kinematographischer Aufnahmen[1]). Als Ursache der Kontraktionen und Expansionen sind Turgorschwankungen anzusehen. Der Faden wird von rhythmischen Zustandsänderungen der Protoplasten durchlaufen, welche hauptsächlich in einer Verkürzung bzw. Verlängerung des Längsdurchmessers der Zellen bestehen. Der Querdurchmesser nimmt dabei ebenfalls zu oder ab, aber in geringerem Maß, als es bei einer Volumkonstanz der Zellen der Fall sein müßte. Die Wellenlänge beträgt bei *Oscillatoria sancta* durchschnittlich etwa 25 μ (= $6^1/_2$ Zellen), die mittlere Schwingungsdauer bei 20° C ca. 1,9 Sek.

Zwischen die genannten Untersuchungen SCHMIDS und ULLRICHS fallen die Beobachtungen KRENNERS, welcher als Bewegungsursache „molekulare Osmose" annimmt. Mit verfeinerter Methodik untersuchte schließlich NIKLITSCHEK das Bewegungsverhalten und die mannigfachen Arten der Schleimausscheidung; die theoretische Auswertung wurde noch nicht vorgenommen.

Allen Untersuchungen gemeinsam ist die Feststellung, daß während der Bewegung Schleim ausgeschieden wird. Die Bewegung findet innerhalb eines Schleimmantels statt, der jedoch nicht wie eine Scheide hohlzylindrisch, sondern an der der Unterlage zugekehrten Seite aufgeschlitzt ist. Nur bei manchen dünnfädigen *Oscillatoria*-Arten und bei *Microcoleus aeruginosus* ist nach NIKLITSCHEK an einzeln liegenden Fäden praktisch kein Schleim nachweisbar; diese Fäden können sich auch nicht einzeln, sondern nur in Berührung mit anderen Fäden dahinbewegen; NIKLITSCHEK unterscheidet demnach gloeokolpe und agloeokolpe Oscillatoriaceen.

Daß der Schleim, wenn auch nicht als Bewegungsursache, so doch als Bewegungsmittel wirkt, scheint sichergestellt. Die z. Z. am besten durchgearbeitete Theorie der Bewegung ist die der longitudinalen Kontraktionswellen[2]).

VI. Irrtümliche Angaben über Zoosporenbildung und sexuelle Fortpflanzung

Zoosporen meinten GOEBEL (1880), ZUKAL (1894), SCHMIDLE (1901) und neuerlich SPEARING gesehen zu haben. GOEBELS Angabe beruht auf einer zufälligen Beobachtung, welche in einem Referat (Bot. Ztg., 1880, S. 480) in einem Satz mitgeteilt wird. GOEBEL schreibt: „Andere Phykochromaceen dürften wohl eine größere Mannigfaltigkeit der Fortpflanzungsverhältnisse zeigen, darauf deutet wenigstens das vom Ref. beobachtete Vorkommen von Schwärmerbildung bei *Merismopedia* hin." Nach allem, was wir wissen, kann es sich nur um eine Verwechslung mit Zellen handeln, welche nicht in den Entwicklungszyklus von *Merismopedia* gehörten. Die Untersuchungen ZUKALS stellen unkritische Deutungen verschiedener

[1]) Die durch die Wellenzüge hervorgerufenen Verschmälerungen und Verbreiterungen der Zellen sind sehr gering, daher nicht unmittelbar erkennbar. Bei stereoskopischer Betrachtung von Bildern aufeinanderfolgender Bewegungsphasen werden aber auch kleinste Unterschiede sichtbar, da nur genau lagekongruente Stellen in der Bildebene, nicht lagekongruente aber vor oder hinter ihr zu liegen scheinen (das Verfahren stammt aus der Kriminalistik, wo es zur Erkennung von Fälschungen verwendet wird.)

[2]) Eine eingehende Erörterung der verwickelten, vorwiegend physiologischen Probleme, die sich an die Hormogonienbewegung knüpfen, würde über den Rahmen einer anatomischen Darstellung weit hinausgehen.

teils pathologischer, teils rein physikalischer Vorgänge dar. Die in den Zellen eingeschlossenen „Zoosporen" sind offenbar Cyanophycinkörner. Das Fehlerhafte der Beobachtungen ergibt sich unter anderem daraus, daß die „Zoosporen" als kleine Körnchen in den Zellen entstehen und allmählich heranwachsen; in Wirklichkeit müßten sie wie bei jeder Vielzellbildung im Laufe der Teilungen kleiner werden. Auch die Abbildungen lassen die irrtümliche Auffassung erkennen. SCHMIDLE hat dann — an totem Material — die Angaben ZUKALS bestätigen wollen; auch diese Mitteilungen verraten völlige Unkenntnis der tatsächlichen Zusammenhänge. SPEARING beobachtete schließlich in einer Rohkultur zwei (!) „Schwärmer", d. h. zwei Endzellen einer *Oscillatoria*, die sich vom Faden ablösten und wegschwammen; diese beiläufige, nicht durch Bilder belegte Angabe kann unsere bisherigen Ansichten nicht erschüttern[1].

Über sexuelle Fortpflanzung liegt eine Angabe von BORZI (1895) vor. Er beobachtete bei *Anabaena torulosa*, daß eine Zelle eine Einschnürung erfuhr und daß sich das so entstandene Doppelgebilde in eine Dauerzelle umwandelte. BORZI hat später (1914) selbst darauf hingewiesen, daß diese Beobachtung kein Beweis für das Vorhandensein einer Kopulation ist. In Wirklichkeit dürfte es sich um eine nicht zu Ende geführte vegetative Teilung gehandelt haben, welche von der Dauerzellbildung überrascht wurde. Auf diese Weise entstandene biskuitförmige Dauerzellen sind — namentlich bei *Anabaena*-Arten — eine häufige Erscheinung.

E. Thallusaufbau

I. Einzellige und koloniebildende Blaualgen

Manche Blaualgen sind im strengen Sinn einzellig. Es sind dies teils nicht polar gebaute, durch einfache Zweiteilung sich vermehrende Typen (*Synechococcus*, *Synechocystis*), zum Teil festsitzende Chamaesiphonalen mit Vielzellbildung. In beiden Fällen trennen sich die Tochterzellen unmittelbar nach ihrer Entstehung. Ansammlungen von Zellen entstehen, wenn überhaupt, nicht durch einen geregelten Zusammenhalt der Tochterzellen, sondern durch eine mehr zufällige Weiterentwicklung derselben in der Nähe der Mutterzellen. Koloniebildung im eigentlichen Sinn kommt nicht vor.

Eigenartige Mittelbildungen zwischen Einzelligkeit, zufälligen Ansammlungen von Zellen und echter Koloniebildung finden sich bei *Chamaesiphon*-Arten. Die Pflanzen sind ihrer Organisation nach einzellig (Abb. 42). Bei manchen Arten fallen jedoch die Exosporen gewöhnlich nicht ab, sondern werden durch Gallerte festgehalten und treiben in Verbindung mit der Mutterpflanze aus. So entstehen die aus radiären Reihen von verschieden alten Sporangien aufgebauten Thalli von *Chamaesiphon oncobyrsoides* (Abb. 66), ähnlich die bäumchenartigen Kolonien von *Chamaesiphon polonicus* und *fuscus* (Abb. 44). Einige Arten zeigen ein schwankendes Verhalten, indem die Exosporen bald abfallen, bald am

[1]) SPEARING führt als Zeugen früherer derartiger Beobachtungen GOEBEL und DANGEARD an; DANGEARD beobachtete tatsächlich Zoosporen, aber bei *Gloeochaete*, die keine Blaualge, sondern eine kernführende Alge mit blaugrünen Chromatophoren (Cyanellen) ist (vgl. den Anhang).

Rand des Muttersporangiums zur Weiterentwicklung gelangen (GEITLER 1925b, STARMACH).

Eine völlig geregelte Koloniebildung kommt bei jenen Chroococcalen zustande, deren endogen entstandene Tochterzellen durch Membranen zusammengehalten werden. Je nach der Teilungsrichtung und dem späteren Verhalten der Membranen (Verschleimung, Weiterwachsen) entstehen mannigfache Thallusbildungen, die als konvergente Typen zu anderen Algen bemerkenswert sind. Mehr äußerlich sind manche Ähnlichkeiten mit Bakterienkolonien.

Bei *Gloeocapsa* u. a. werden vier-, acht- oder auch mehrzellige Kolonien mit ineinandergeschachtelten, blasigen Gallertmembranen gebildet, die an manche Tetrasporalen erinnern (Abb. 14*b*). Durch verschiedenartige Außenbedingungen können im einzelnen starke habituelle Unterschiede durch Veränderung der Beschaffenheit der Membranen (Menge, Dichte, Grad der Schichtung, Färbung) entstehen; zum Teil spielt auch das Alter eine wesentliche Rolle. In Fortsetzung der Untersuchungen von BRAND und BRUNNTHALER hat NOVÁCEK diese Veränderungen eingehend beschrieben. NOVÁCEK unterscheidet folgende Zustände: den status solutus (*Aphanocapsa*-Stadium) mit Bildung formloser, wasserreicher Membranen, den st. familiaris simplex mit außen fest begrenzter Hülle ohne innere Schichtung, den st. familiaris lamellosus mit deutlichen Ineinanderschachtelungen und den st. perdurans mit festen und engen Membranhüllen. Abb. 67 gibt eine Vorstellung vom Aussehen solcher Zustände.

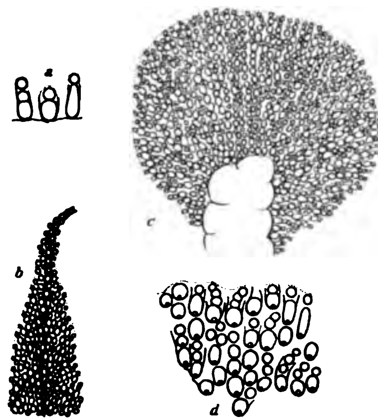


Abb. 66. *Chamaesiphon oncobyrsoides*. *a* Einzelne Sporangien; *b*, *c* Habitusbilder von Kolonien im Vertikalschnitt (*b* auf dem Ende eines Fadens von *Schizothrix*, *c* von *Siphononema*); *d* Ausschnitt aus dem Randteil einer Kolonie; *b*, *c* schwächer als *a*, *d* vergr.; nach GEITLER.

Bei manchen Arten entstehen eigenartige Bildungen dadurch, daß das Membranwachstum einseitig gefördert wird (Abb. 68*a*). Dieses Verhalten leitet über zur Bildung von „Fäden", die größtenteils aus Membransubstanz bestehen (Abb. 69, 75); die Parallelformen hierzu aus anderen Algenreihen sind *Chroothece* und *Prasinocladus*.

Durch einen bestimmten Wechsel der Teilungsrichtung entstehen oft sehr regelmäßig aufgebaute Kolonien (vgl. S. 39ff.). So kommen die würfeligen Kolonien von *Eucapsis* (Abb. 32*e*), der Parallelform zu *Sarcina*, und die tafelförmigen von *Merismopedia* (Abb. 33), der Parallelform zu *Crucigenia* und *Thiopedia*, zustande. Bei *Holopedia* und *Coccopedia* entstehen durch zweidimensionale Entwicklung ebenfalls tafelförmige Kolonien, innerhalb welcher aber die Zellen nicht in regelmäßigen Längs- und Querreihen angeordnet sind.

Bei *Gomphosphaeria* sind die Zellen in einer peripheren Schichte in einer Gallertkugel angeordnet und sitzen auf radialgestellten, ver-

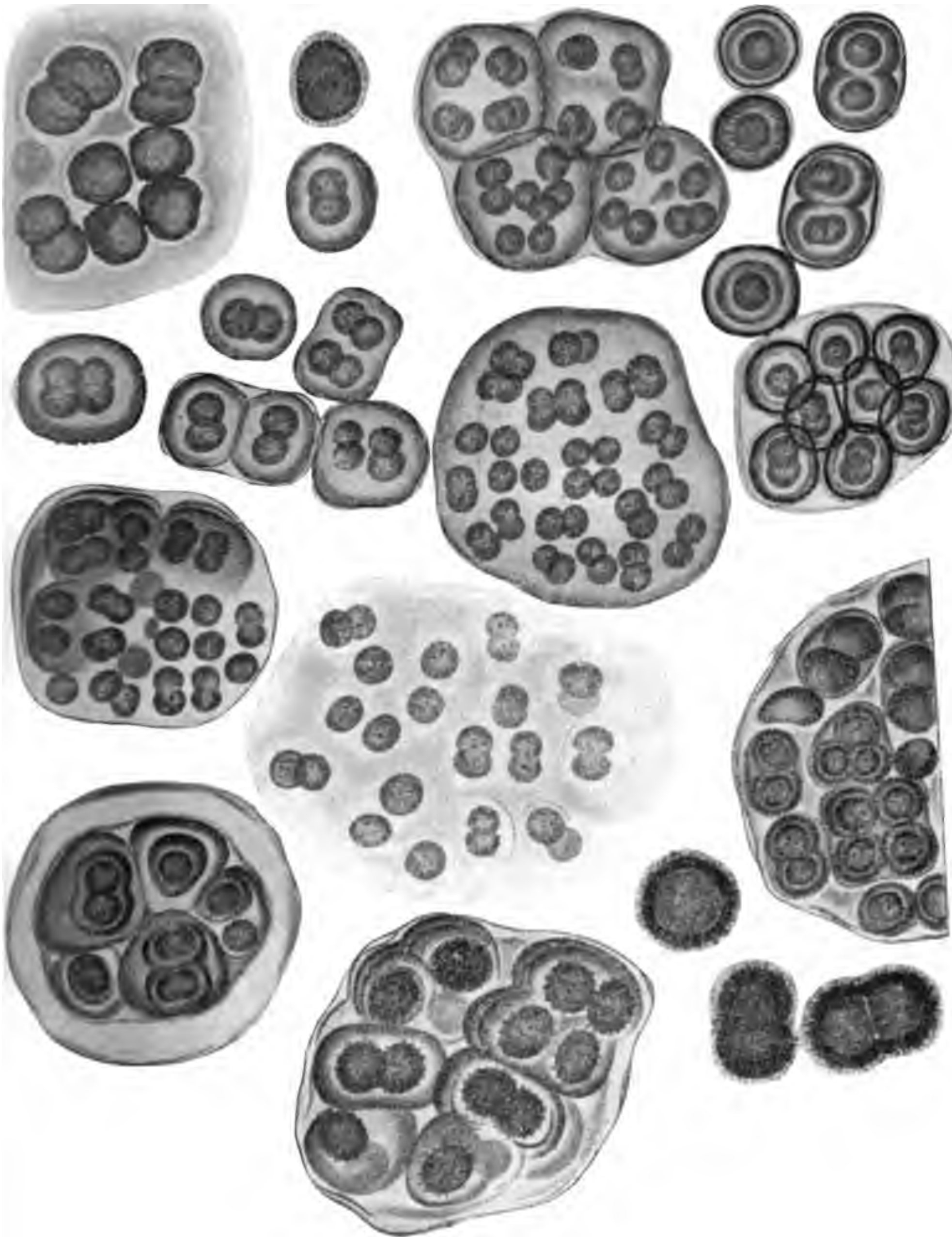


Abb. 67. Verschiedene Entwicklungsstadien der Kolonien von *Gloeocapsa alpina*; links oben und rechts unten Dauerzellen. Nach NOVÁCEK.

zweigten Gallertstielen. Die Stiele entstehen durch Umwandlung der Membran der Mutterzelle nach der Teilung (CHODAT 1898). Es werden je nach der Höhe der Teilungsfrequenz zwei oder vier Tochterzellen

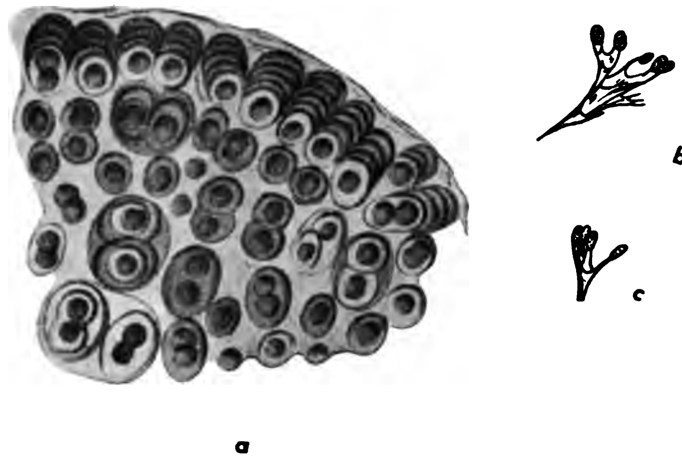


Abb. 68. *a* Teil einer Kolonie von *Gloeocapsa compacta* mit einseitiger Membranbildung. *b*, *c* Teilbilder aus Kolonien von *Gomphosphaeria lacustris*: Gallertstielbildung. — *a* nach NOVÁCEK, *b*, *c* umgezeichnet nach R. CHODAT.

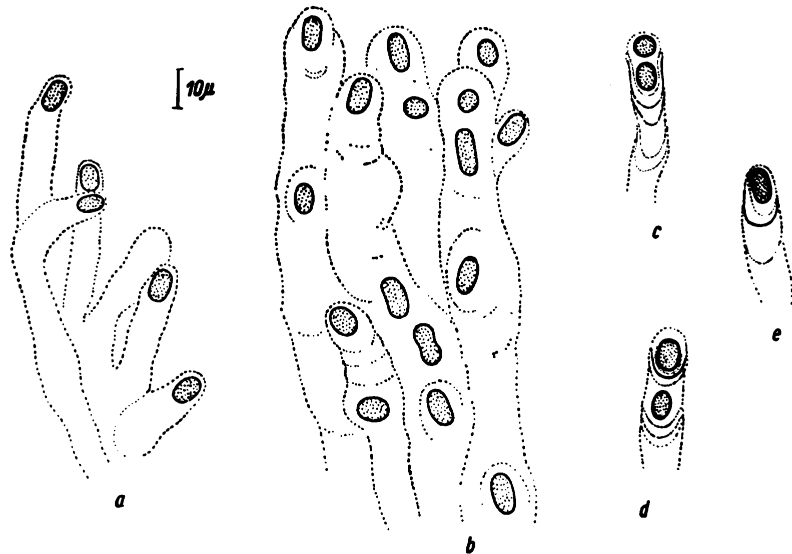


Abb. 69. *Cyanostylon cylindrocellulare*. *a*, *b* Gallertfäden aus Kolonien im Vertikalschnitt; *c*—*e* Teilbilder der einseitigen Hüllenbildung. — Nach Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER.

gebildet, die endogen innerhalb der Membran entstehen. Nach der Teilung klappt die Membran in zwei oder vier Stücke auf, die an der Basis miteinander verbunden bleiben, und die Tochterzellen rücken empor. Jedes

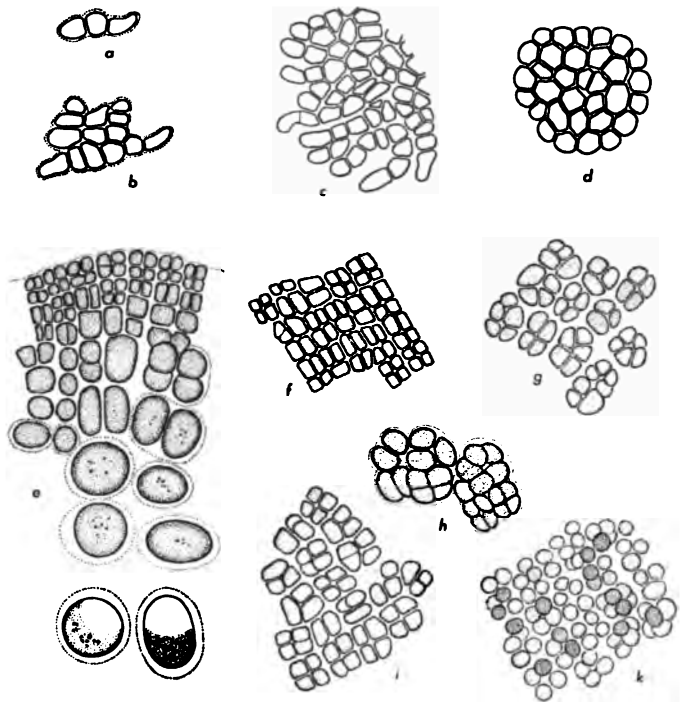


Abb. 70. Thallusbildung von *Oncobyrsa rivularis*. *a—c* junge nematoparenchymatische Sohlen bzw. Keimlinge, *d* junge blastoparenchymatische Sohle; *e* Vertikalschnitt durch den äußeren Teil eines alten Thallus; *f—k* Teile von Oberflächenbildern alter Thalli mit verschiedener Art des Zellwachstums in Vierer- und Achtergruppen. Die Zellen liegen in vergallertenden Membranen. Einzelne Zellen können als Gonidien austreten (leerer Raum in der Gallerte in *i* Mitte rechts!). — Nach dem Leben; *a—d* nach GEITLER, die anderen Orig.

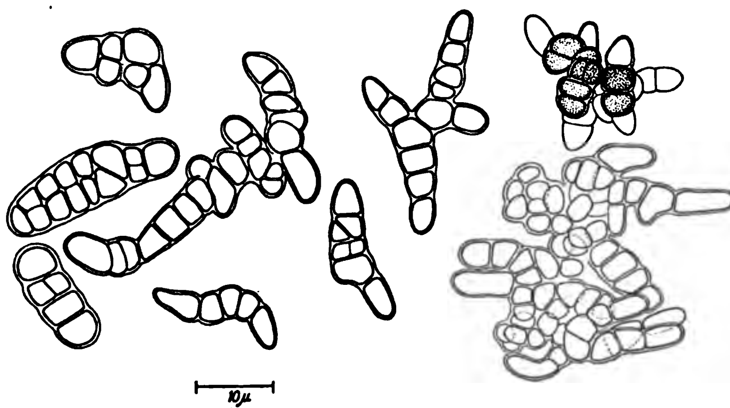


Abb. 71. Keimlinge (links) und mehrschichtige ältere Thalli von *Onkonema compactum*. Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER.

Membranviertel trägt somit am äußeren Ende eine Tochterzelle; es wandelt sich später durch Verschleimung in einen Gallertstiel um (Abb. 68*b*, *c*). Teilt sich jede Zelle wieder, so entstehen dicho- oder „tetrachotome" Verzweigungen der Stiele. Die Kolonien vergrößern sich also auf zweierlei Weise: durch das Emporrücken der Zellen wachsen sie in radialer, durch die Zellteilungen in tangentialer Richtung. Die Koloniebildung erfolgt somit ganz analog wie bei der Protococcale *Dictyosphaerium*; die endogen gebildeten Tochterzellen entsprechen den Autosporen. Die Parallelform zu der ähnlich gebauten *Marssoniella* (Abb. 13, *g*) ist die Protococcale *Gloeactinium*. Die charakteristischen Kolonien von *Dactylococopsis* (Abb. 13, 49) sind mit den analogen Bildungen der Protococcalen *Ankistrodesmus* und *Elakatothrix* vergleichbar. Im einzelnen lassen sich sogar bestimmte Arten einander gegenübers stellen.

Cyanodictyon bildet netzartige Kolonien; die Netzmaschen bestehen aus Gallerte, in welcher reihenweise kugelige Zellen liegen. Die Entstehung wurde noch nicht untersucht.

Manche festsitzenden Chroococcalen (Entophysalidaceen) zeigen eine Andeutung von fadenförmigem Wachstum. Die Zellteilungen verlaufen zu Beginn der Entwicklung in einer Ebene, wodurch eine auf der Unterlage flach ausgebreitete Kolonie entsteht. Die späteren Teilungen sind vorwiegend senkrecht zu den früheren und untereinander parallel orientiert, so daß aufrechte Reihen von Zellen oder Zellpaketen gebildet werden.

II. Fadenförmige Blaualgen

1. Allgemeines

Wie schon früher hervorgehoben wurde (S. 26), gibt es zwei grundsätzlich verschiedene Bautypen von Fäden: einerseits den Chamaesiphonalentypus mit verhältnismäßig selbständigen, nicht durch Plasmodesmen verbundenen Zellen, andererseits den Hormogonalentypus mit nicht durch Plasmodesmen zusammenhängenden Zellen. Für diese Fäden ist es bezeichnend, daß ein in einer hohlzylindrischen Scheide frei beweglicher Zellfaden vorhanden ist[1]). Trotz der Verschiedenheit der chamaesiphonalen und hormogonalen Organisation treten in beiden Gruppen manche konvergente Thallusbildungen auf.

2. Fadenförmige Chamaesiphonalen

Für alle fadenförmigen Chamaesiphonalen (Pleurocapsaceen, Siphononemataceen, Endonemataceen) ist in äußerlicher Hinsicht bezeichnend, daß die Thalli festgewachsen sind. Allgemein erfolgt Spitzenwachstum. Abgesehen von wenigen Fällen (*Endonema*) sind die Fäden verzweigt.

Der fast ausschließliche Verzweigungstypus ist die seitliche Verzweigung. Sie erfolgt dadurch, daß eine Fadenzelle eine seitliche Aus-

[1]) In der systematischen Literatur wird der Zellfaden als „Trichom", das Trichom plus Scheide als „Faden" schlechthin (filamentum) bezeichnet. In dieser Bearbeitung wurde statt Trichom überall „Zellfaden" gesetzt, da der Ausdruck „Trichom" als anatomischer terminus für Haarbildungen vergeben ist und in anderem Gebrauch nur mißverständlich sein kann.

stülpung treibt, welche heranwächst und sich nachträglich durch eine Wand abgliedert (Abb. 70—74). Erfolgt die seitliche Ausgliederung in einer subterminalen Zelle, so kann sie den Hauptfaden zur Seite drängen und mit ihm im weiteren Wachstum gleichen Schritt halten (Scheindichotomie). Manchmal kann, wie auch bei Grünalgen, der Seitenast auf die Querwand des Hauptfadens hinaufrücken (Evektion), wodurch der Anschein einer Dichotomie entsteht. Die Entstehung seitlicher Verzweigungen nach Art der Stigonemataceen, bei welchen sich eine Fadenzelle der Länge nach teilt, worauf dann die eine Tochterzelle seitlich

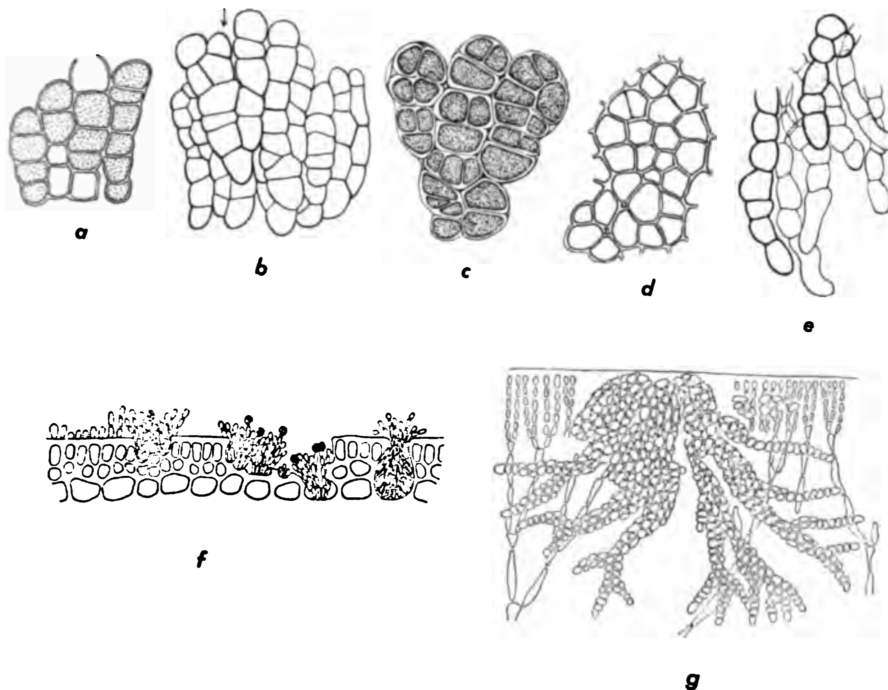


Abb. 72. *a—e Pleurocapsa minor. a—c* Vertikalschnitte durch krustenförmige Thalli verschiedener Ausbildung, *d* Oberflächenbild, *e* basale Fäden eines großen Thallus; nach GEITLER. *f, g* Beispiele von in höheren Meeresalgen endophytischen Chamaesiphonalen: *f Radaisiella* (*Radaisia*) *subimmersa* in *Rhodymenia*, *g Myxohyella* (*Hyella*) *socialis* in *Iridaea minor*, 250fach, nach SETCHELL und GARDNER.

auswächst, kommt bei Chamaesiphonalen nur selten vor. Damit hängt es auch zusammen, daß echt mehrreihige Fäden bei den Chamaesiphonalen nur selten auftreten (Abb. 47). Zwar erscheinen die Fäden vieler Pleurocapsaceen mehrreihig; dies beruht jedoch nicht auf dem Auftreten von Längsteilungen in von einer Scheitelzelle abgegebenen Segmenten, sondern kommt durch seitliche Verwachsung von aus einer Sohle sich erhebenden parallelen Fäden zustande (vgl. weiter unten) oder dadurch, daß die Fadenzellen eine gewisse Selbständigkeit besitzen: die Zellen können wie bei vielen Chroococcalen zwei oder drei senkrecht aufeinander stehende Teilungen erfahren (Abb. 70*e*—*k*); bildet eine Endzelle in dieser Weise vier Tochterzellen und teilt sich jede dieser Zellen in der Fadenrichtung

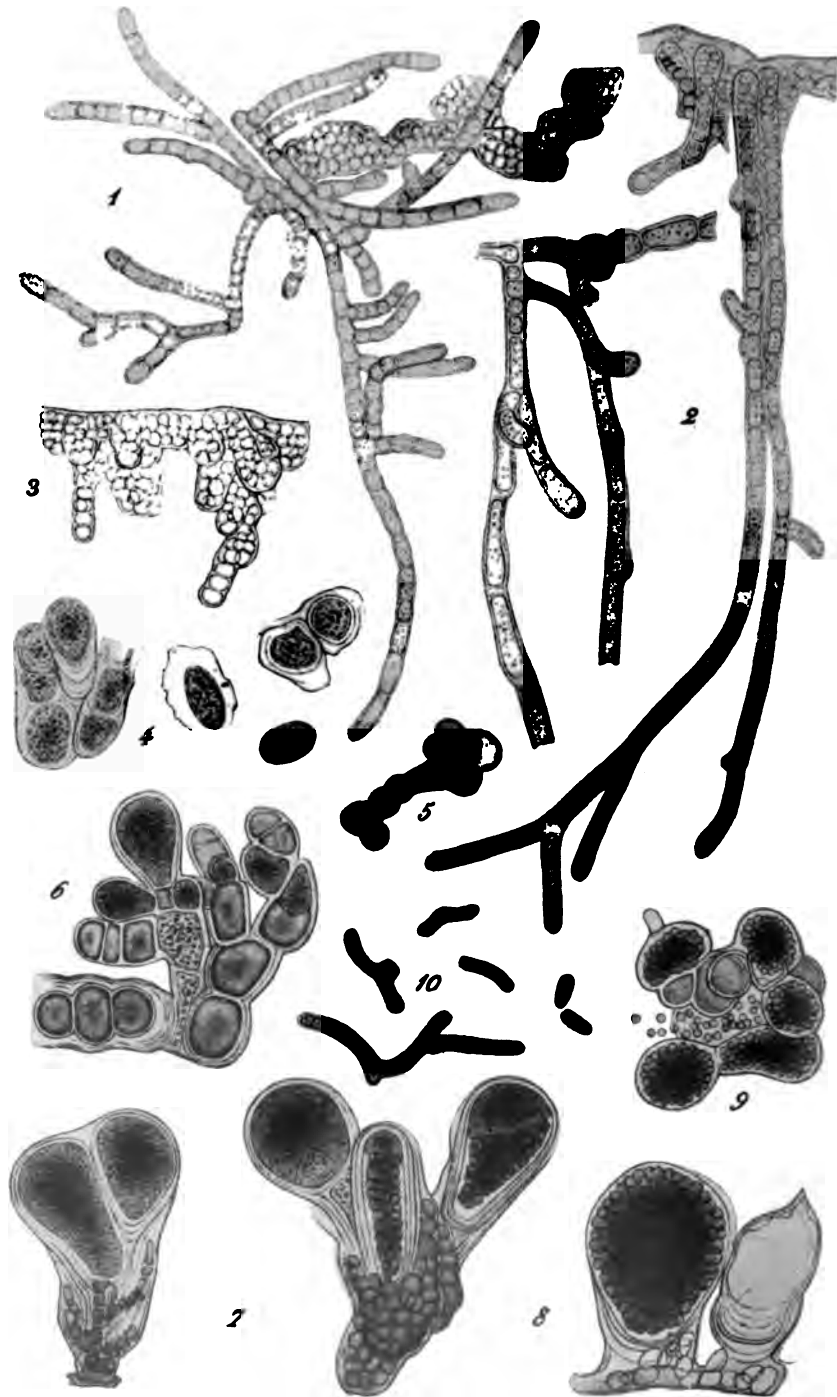


Abb. 73 (Erläuterung nebenstehend)

weiter, so entsteht ein vierreihiger Faden. Diese „tetrachotome" Verzweigung geht in echte Dichotomie über, wenn in der Endzelle nur eine Längsteilung erfolgt.

Die Fäden mancher Chamaesiphonalen sind dauernd frei, bei anderen seitlich „verwachsen". Dabei handelt es sich nicht um eine nachträgliche Verwachsung ursprünglich getrennt gewesener Fäden, sondern um ein von Anfang an gemeinsames Wachstum. Dies spielt sich vor allem in Thalli ab, die in der Jugend aus einer auf dem Substrat ausgebreiteten Sohle bestehen, von welcher später aufwärts wachsende Fäden getrieben werden. Die aufrechten Fäden entstehen durch transversale Streckung nebeneinander liegender Sohlenzellen und stehen dadurch von Anfang an miteinander in Berührung.

Im Aufbau der Sohlen lassen sich drei durch Übergänge miteinander verbundene Typen unterscheiden; sie entsprechen den analogen Bildungen

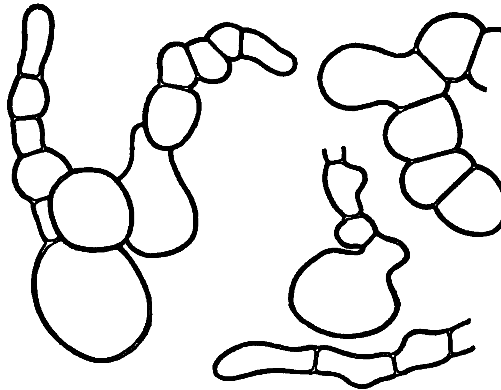


Abb. 74. *Hyella fontana* var. *maxima*, Kriechfäden mit vergrößerten, sich in Sporangien umbildenden Zellen, unten einer der perforierenden (in Kalksteine eindringenden) Fäden. Nach GEITLER.

anderer Algen (z. B. der Grünalge *Stigeoclonium* oder der Chrysophycee *Phaeodermatium*). Der 1. Typus umfaßt jene Fälle, wo die Sohlen aus freien verzweigten Fäden bestehen (*Nematoradaisia*). Den 2. Typus bilden Sohlen, deren Zellen sich derart teilen, daß die Seitenäste mit den Hauptfäden seitlich verbunden bleiben; es entsteht dadurch ein zweidimensionales Pseudoparenchym mit deutlich erkennbarem Fadenverlauf (Abb. 70*a*—*c*, 71). Diese „Nematoparenchyme" sind durch Übergänge mit den „Blastoparenchymen" verbunden, welche den 3. Typus darstellen: es sind dies Flächen von dichtgedrängten polygonalen Zellen; der Fadenverlauf ist gänzlich verwischt (Abb. 70*d*).

Abb. 73. *Hyella caespitosa*, eine in Muschelschalen lebende Chamaesiphonale. *1* Junger horizontaler Thallus; *2* Vertikalschnitte durch Thalli, die in die Schale eindringenden langzelligen Fäden zeigend; *3* Vertikalschnitt einer Pflanze, deren Fäden sich in Gruppen kleiner Zellen auflösen (vgl. auch *1* rechts oben); *4* durch Verschleimung der Membranen freiwerdende Zellen; *5* Zellgruppe eines oberflächlichen Thallusteiles; *6*—*9* verschiedene Formen interkalarer und terminaler Sporangien (in Fig. 7 entwickelten sich vegetative Fäden in der verschleimten Membran der die Sporangien tragenden Zellen); *10* Keimlinge aus Endosporen. — 330fach, nach BORNET und FLAHAULT.

Nemato- und blastoparenchymatische Sohlen treten bei manchen Arten nur als Jugendstadien auf (*Oncobyrsa*, *Nematoradaisia*), bei anderen bilden sie den gesamten Thallus (*Xenococcus*). Freie und „verwachsene" Fäden können im Entwicklungszyklus wechseln (*Pleurocapsa minor*).

Von dem bezeichnenden Aussehen von Pleurocapsaceen-Thalli mit aufrechten Fäden gibt Abb. 72 eine Vorstellung. Mit freiem Auge betrachtet erscheinen solche Thalli als Krusten. Bei Arten, die Endosporen

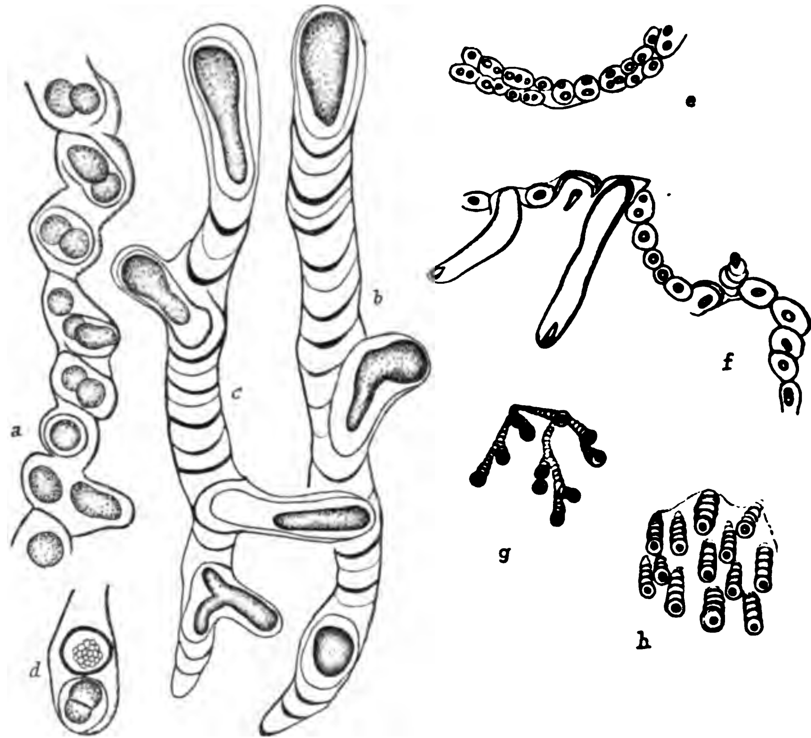


Abb. 75. Endolithische Chamaesiphonalen, deren Fäden hauptsächlich aus Membransubstanz aufgebaut sind. *a—d Solentia foveolarum* (*a* ein epilithischer Faden, *b*, *c* zwei endolithische Fäden, *d* Endosporangien); *e—h Hormathonema violaceonigrum* (*e* ein epilithischer Faden, *f* ein epilithischer Faden, der zwei endolithische Fäden treibt, *g*, *h* Teile endolithischer Thallusteile). — Nach Ercegović.

bilden, stehen die Sporangien normalerweise terminal an den aufrechten Fäden (Abb. 37*e*, *f*, 72*f*). Eigenartig sind die großen Thalli von *Oncobyrsa rivularis* (Abb. 70). In der Jugend bestehen sie aus einer einschichtigen Sohle, im Alter aus parallelen bzw. radial angeordneten Fäden, die an der Spitze weiterwachsen und sich bei hoher Teilungsfrequenz in eine große Zahl kleiner Zellen aufteilen. Die alten Zellen im Innern des Thallus, die das Wachstum eingestellt haben, werden sehr groß und gehen schließlich unter Vakuolisation zugrunde. Auffallend ist oft das chroococcalenartige Wachstum in Zellpaketen, wodurch der fädige Aufbau stark verwischt werden kann (Abb. 70*f*—*k*).

Habituell bemerkenswert sind die Thalli von in höheren Algen lebenden Pleurocapsaceen (Abb. 72*f*, *g*). Ein auffallendes Aussehen zeigen die in Kalksteinen oder Muschelschalen lebenden Arten, die in auf der Oberfläche und in „perforierende" Fäden gegliedert sind (Abb. 73, 74). Bei *Solentia* und *Hormathonema* bestehen die Fäden größtenteils aus quergeschichteter Membransubstanz (Abb. 75); der Bauplan ist der gleiche wie bei *Cyanostylon* (Abb. 69).

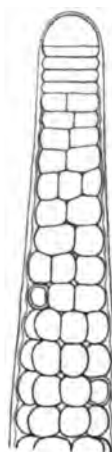


Abb. 76. **Fadenende mit Scheitelzelle und Spitzenmeristem von *Stigonema mamillosum*. Formolmaterial; nach Geitler.**

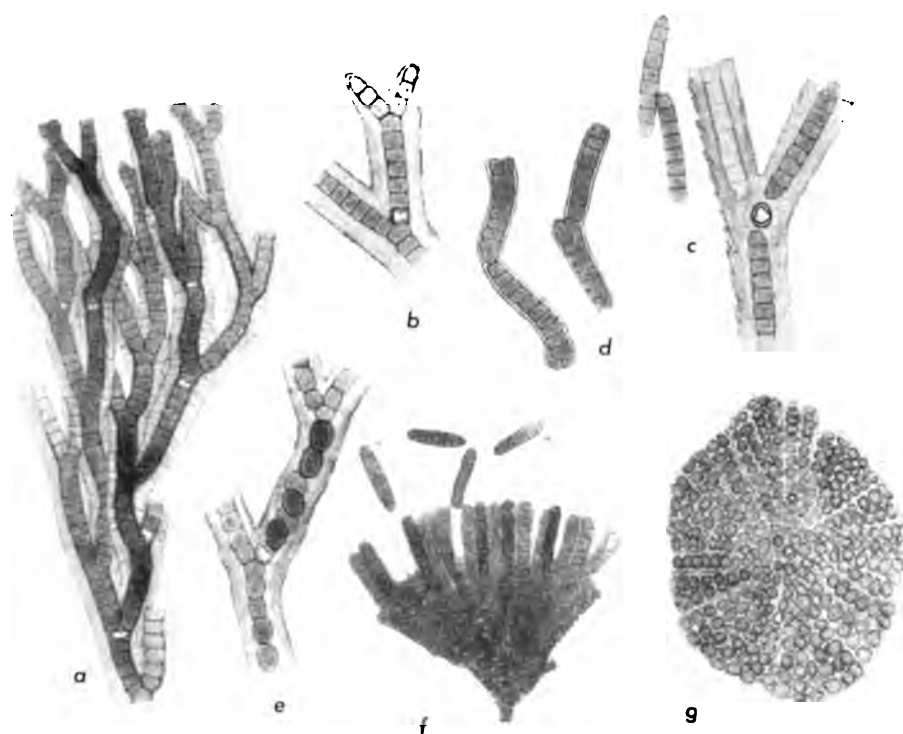


Abb. 77. **Thallusaufbau hochdifferenzierter Hormogonalen. *a—e Loriella osteophila*: *a* Teil eines Vertikalschnittes, *b* Verzweigung, *c* Hormogonienbildung, *d* Entwicklung der Hormogonien zum Thallus, *e* alte Fäden mit Dauerzellen. *f*, *g Pulvinularia suecica*: *f* Vertikalschnitt durch einen Thallus in Hormogonienbildung, *g* Oberflächenbild eines jungen, scheibenförmigen Thallus. — Nach Borzi.**

3. Hormogonales

a) Verzweigte Formen

Die Thalli der Hormogonalen zeigen die größte Mannigfaltigkeit der Ausbildung unter den Blaualgen. Es gibt sehr einfach gebaute Hormogonalen, die nur aus freien, unverzweigten, einreihigen und interkalar wachsenden Fäden bestehen (*Oscillatoria*), andererseits solche mit Scheitelzellwachstum, Segmentierung und geregelter Verzweigung (Stigonemataceen). Es scheint, daß die einfachen Typen sekundär vereinfacht sind, d. h. daß sie ein extrem betontes Hormogonium-Stadium darstellen (Geitler 1925a). Bei den komplizierter gebauten Typen, die sich an die fadenförmigen Chamaesiphonalen anschließen, tritt die hormogonale Organisation nur in den jüngsten Teilen, den Spitzenmeristemen, in Erscheinung, während in den älteren Teilen die Plasmodesmen gelöst werden und die Fadenzellen eine gewisse Selbständigkeit erlangen (Abb. 50).

Im Fall der komplizierter gebauten Thalli geht der Aufbau vielfach auf die Tätigkeit einer Scheitelzelle zurück, die durch inäquale Teilung nach hinten Segmente abgibt, welche sich durch Längs- und Querteilungen weiter zerlegen (Abb. 76). Es entstehen so mehrreihige Fäden. Die Verzweigung ist in den meisten Fällen seitlich und ± unregelmäßig. Bei *Loriella*, *Pulvinularia* und *Hyphomorpha* findet sich dagegen echte Dichotomie durch Längsteilung der Scheitelzelle (Abb. 77).

Manche Thalli zeigen einen Dimorphismus der Fäden, indem die Seitenäste einreihig bleiben und in die Länge wachsen, die Hauptfäden durch Längsteilungen mehrreihig werden und in die Dicke wachsen (Abb. 62, 78). Manchmal bleiben auch die Hauptfäden einreihig, unterscheiden sich dann aber in der Zellform von den Seitenästen (Abb. 51).

Nostochopsis bildet große Gallertlager mit radial angeordneten Fäden (Abb. 81, 83), die in bestimmter Weise differenziert sind. In den ältesten Teilen bestehen sie aus langgestreckten, schmalen Zellen, die nicht mehr teilungsfähig sind; in den jungen Teilen zeigen sie das auf Abb. 82 Mitte und rechts dargestellte Aussehen. Die Verzweigung ist seitlich und erfolgt durch Vorwölbung der Längswand und verspätete Scheidewandbildung (Abb. 83*a*, *b*). Die Seitenäste sind von zweierlei Art: die einen wachsen wie die Hauptfäden in die Länge, die anderen bleiben wenigzellig und bilden eine terminale Heterocyste; bleibt der „Ast" einzellig, so wandelt sich diese Zelle in eine Heterocyste um, die dann seitlich dem Hauptfaden aufsitzt. Die Hauptfäden und die langen Seitenäste gehen normalerweise in haarartig verjüngte Enden mit verlängerten, aber nicht vakuolisierten Zellen aus (Abb. 83*c*). Das Meristem, in dem auch die Verzweigungen entstehen (Abb. 83*a*, *b*), befindet sich an der Basis dieser Enden; manchmal unterbleibt die Ausbildung der verjüngten Enden und das Meristem liegt dann am Ende (Abb. 81 rechts, 82 rechts). Aus ad hoc gebildeten wenigzelligen Seitenästen von charakteristischem Aussehen entstehen Hormogonien, indem sich diese Äste als ganze ablösen (Abb. 83*d*, *e*).

Die Entstehung des Thallus aus den Hormogonien erfolgt von Anfang an in einer für die Art bezeichnenden Weise. Bei *Nostochopsis* tritt frühzeitig eine Polarisierung ein; an der Basis entsteht eine Heterocyste,

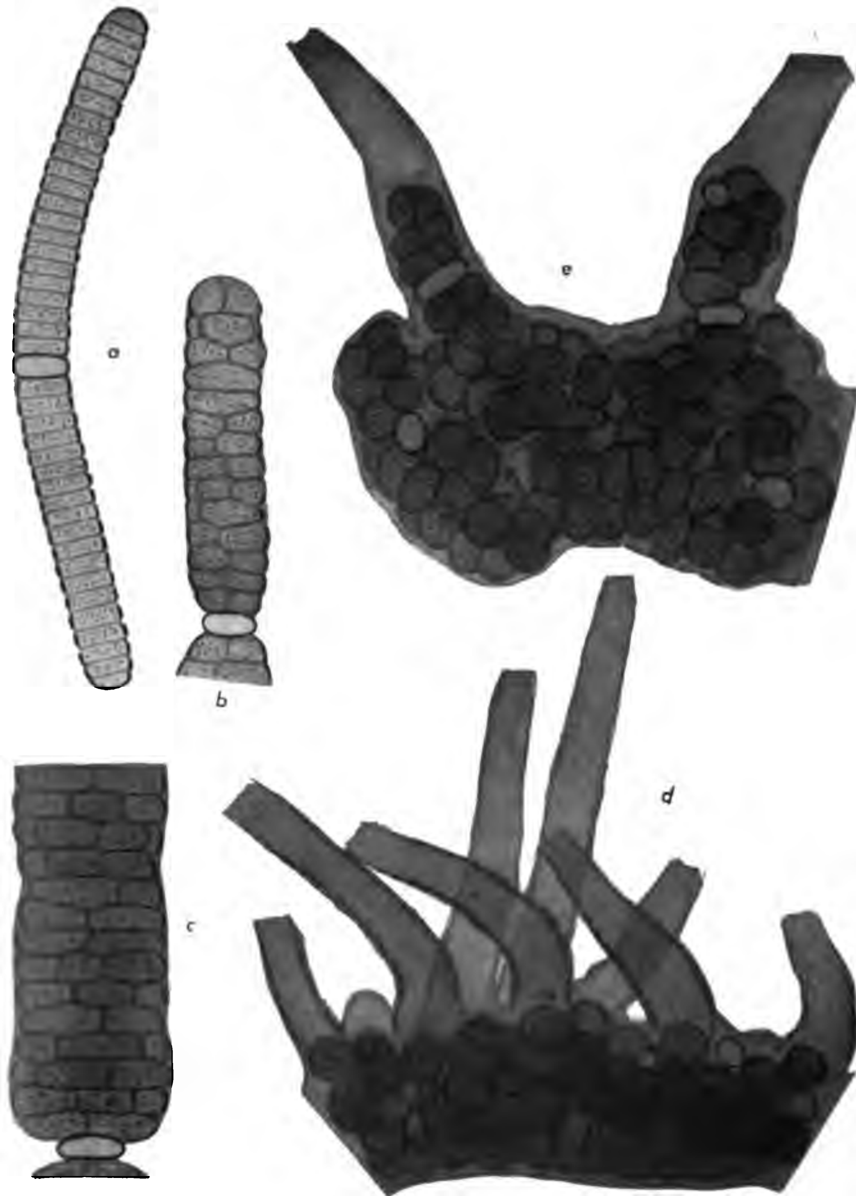


Abb. 78. *Stigonema vermiculare* (?). *a* zur Ruhe gekommenes, bereits bescheidetes Hormogonium (in der Mitte eine Heterocyste); *b*, *c* Teile älterer weiterentwickelter Hormogonien; *d* Teil einer ausgewachsenen Pflanze, welche aus dem mehrreihigen Kriechfaden aufrechte, Hormogonien bildende Seitenzweige gebildet hat (die Hormogonien sind bereits ausgetreten, die Scheiden leer); *e* Teil einer ganz alten Pflanze. Die Scheiden und Sonderhüllen der Zellen sind im Leben braun gefärbt.
Nach dem Leben; Orig.

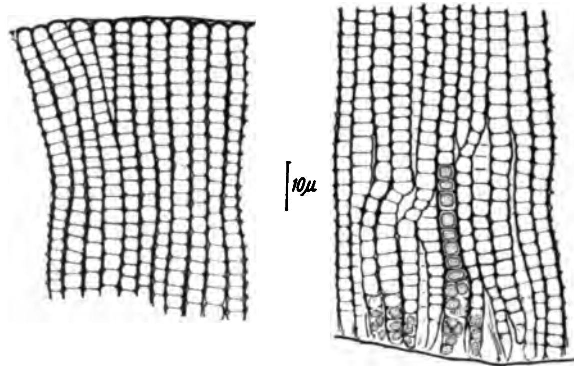


Abb. 79. Vertikalschnitte durch den oberen (links) und basalen Teil (rechts) des krustenförmigen Thallus von *Stauromatonema minutissimum* (die durch die Fixierung geschrumpften Protoplasten sind nur in einigen Zellen der rechten Figur angedeutet). — Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER.

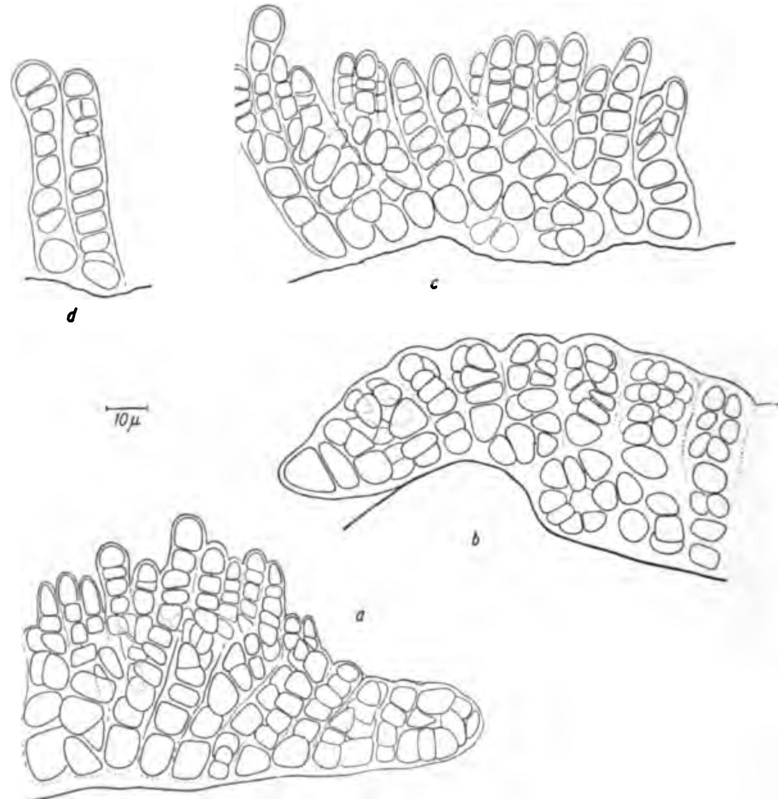


Abb. 80. Vertikalschnitte durch den Rand (*a*, *b*) und den mittleren Teil (*c*, *d*) des krustenförmigen Thallus von *Nematoplaca incrustans*; die Protoplasten sind leicht geschrumpft, stellenweise sind die Plasmodesmen sichtbar. — Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER.



Abb. 81. Gallertlager von *Nostochopsis lobatus*; **links Thallus** in nat. Gr. auf einer Moospflanze, **rechts** Teil eines Vertikalschnittes einer **haarlosen** Pflanze (330fach). — Nach BORNET und GRUNOW.

das andere Ende wird verjüngt (Abb. 83*f*, *g*). Bei *Stigonema* entwickelt sich das Hormogonien an beiden Enden gleichartig und erfährt frühzeitig Längsteilungen (Abb. 78); bei *Loriella* entstehen sofort Dichotomien (Abb. 77*d*). *Pulvinularia* bildet zu Beginn der Entwicklung blasto- bis nematoparenchymatische Sohlen (Abb. 77*g*).

Im allgemeinen Thallusbau zeigen sich große Ähnlichkeiten mit den festsitzenden Chamaesiphonalen. Manche Formen (*Pulvinularia*) sind in Sohle und aufrechte, seitlich verbundene Fäden gegliedert; *Stauromatonema* imitiert auffallend den Bau der Krusten der Rotalge *Hildenbrandia* oder der Braunalge *Lithoderma* (Abb. 79). Viele Arten treiben von Kriechfäden aus aufrechte, unverwachsene Äste, die Büschel oder Rasen bilden.

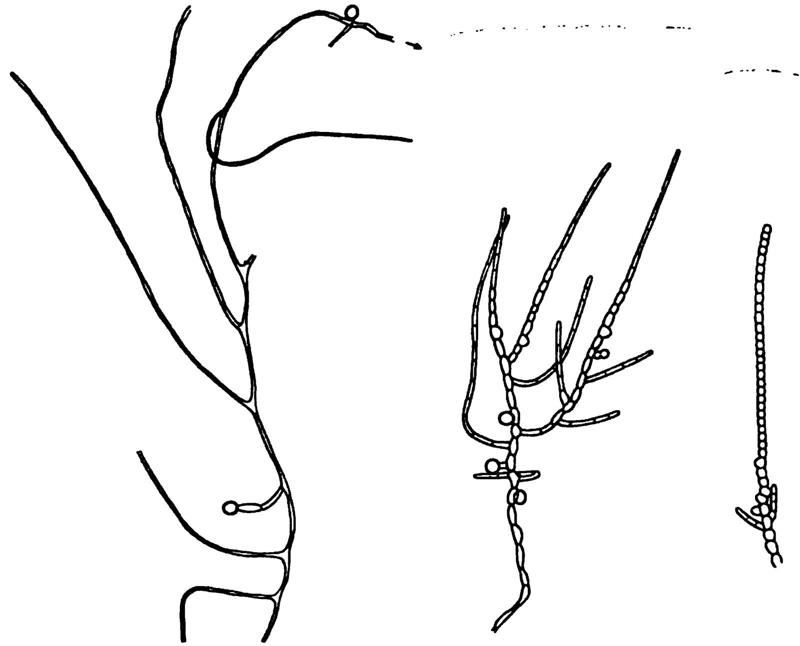


Abb. 82. Einzelbilder aus Thalli von *Nostochospis lobatus*; links: Fäden aus dem inneren — basalen — Teil, Mitte: Fäden aus dem peripheren Teil, die sich in der Richtung des Pfeiles an die linke Figur anschließen, rechts: periphere Fäden mit nicht verjüngten Enden. — Schwach vergr., Formolmaterial; nach Geitler und Ruttner.

b) Scheinverzweigte Formen

Die meisten Hormogonalen bilden im Gegensatz zu den bisher besprochenen Typen Fäden, sie sich ausschließlich in einer Richtung teilen, also einreihig und unverzweigt sind. Durch bestimmte Wachstumsvorgänge des Zellfadens innerhalb der Scheide können aber in manchen Gruppen (Mastigocladaceen, Scytonemataceen, Rivulariaceen) sogen. Scheinverzweigungen entstehen.

Die Scheinverzweigungen werden im wesentlichen nach zwei Arten gebildet: entweder durch Schlingenbildung oder durch Unterbrechung des Hauptfadens. Im ersten Fall nimmt eine Zelle bzw. Zellgruppe im Verlauf eines älteren Fadenabschnittes das Wachstum auf, teilt sich und

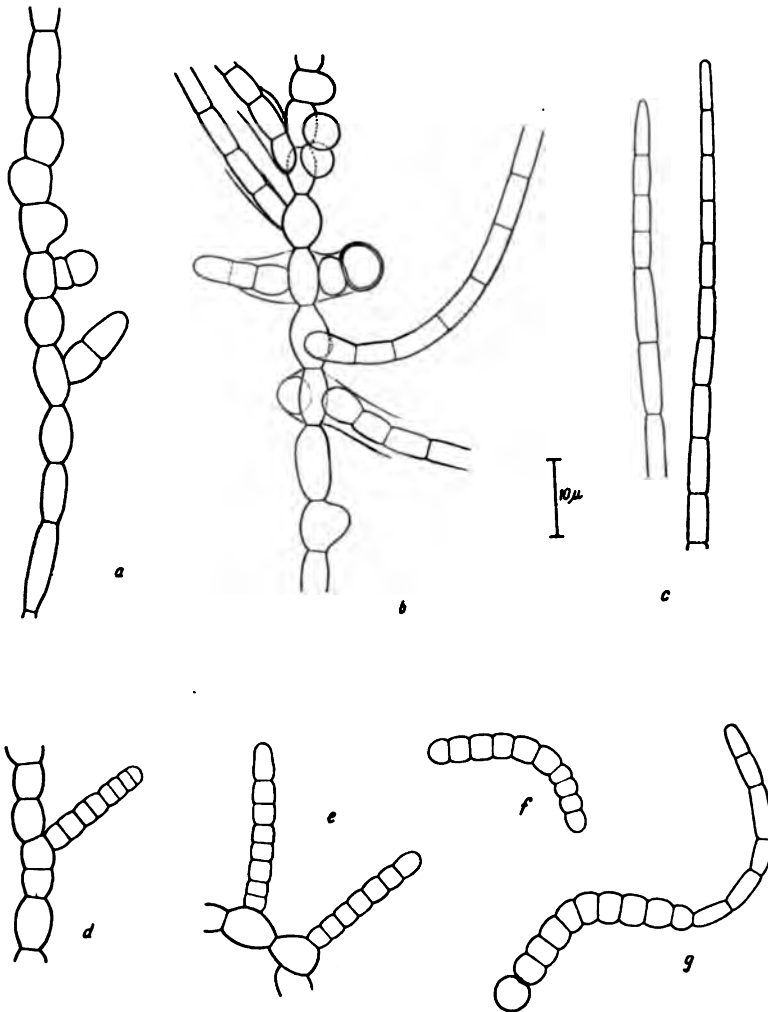


Abb. 83. Einzelbilder aus Lagern von *Nostochopsis lobatus*. *a* junge, *b* ältere Verzweigungszone aus der Peripherie des Thallus, *c* haarartige Enden von Seitenästen; *d*, *e* Fäden mit zu Hormogonien werdenden Ästen, *f* zur Ruhe gekommenes Hormogonium im Beginn der Weiterentwicklung zu einem Thallus, *g* späteres Stadium. — Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER.

bildet eine meristematische Zone, die infolge von Stauchung durch die Nachbarteile seitlich zu einer Schlinge auswächst (Abb. 84*a*—*c*). Die Schlinge kann lange erhalten bleiben (Abb. 84*d*, *e*) oder frühzeitig am Scheitel aufreißen (Abb. 85), wodurch zwei Fadenenden entstehen, die

als paarweise „Seitenäste" aus dem Hauptfaden heraushängen. In besonderer Ausbildung tritt die Schlingenbildung bei den Mastigocladaceen auf (ERCEGOVIĆ); hier wächst oft der eine Teil der Schlinge allein weiter, so daß ein einzelner Seitenast entsteht, der einer verkehrt V-förmigen Auskrümmung des Hauptfadens aufsitzt (sog. V-Verzweigung, Abb. 86). Scheinbar paarweise Scheinäste können auch dadurch entstehen, daß im Verlauf des Hauptfadens eine Zelle (oder Zellgruppe) abstirbt und die

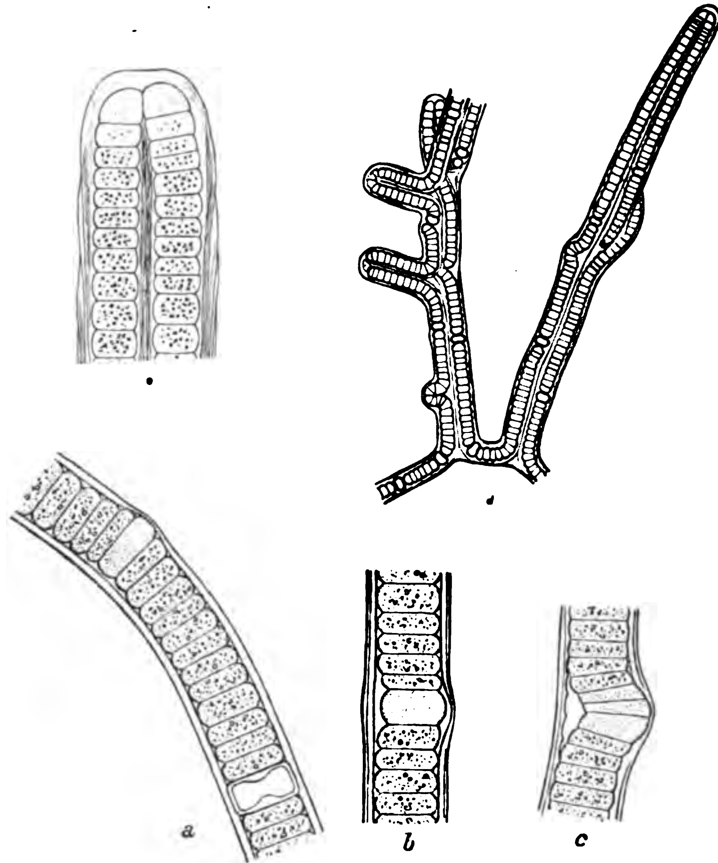


Abb. 84. **Paarweise Scheinverzweigung durch Schlingenbildung bei *Scytonema*. *a—c* Entstehung einer Schlinge bei *Scytonema Millei* (in *a* unten eine Heterocyste); *d*, *e* lange erhaltenbleibende Schlingen bei *Scytonema crustaceum* (*e* stärker als *d* vergr.). — Nach GEITLER.**

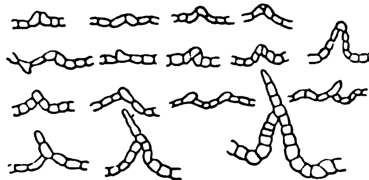
dadurch entstandenen Fadenenden auswachsen (viele *Scytonema*-Arten); die Äste müssen dabei nicht nach einer Seite gerichtet sein, sondern können auch sich überkreuzend aneinander vorbeiwachsen (*Scytonematopsis*, *Scytonema chiastum*). Kommt nur das eine Ende zur Weiterentwicklung, so entsteht ein einziger „Seitenast". In vielen Fällen erfolgt eine derartige Unterbrechung des Hauptfadens scheinbar spontan, ohne daß besondere zugrunde gehende Zellen der Anlaß wären; in anderen

Fällen treten Nekriden, Spaltkörper oder Heterocysten auf. Die Bildung einzelner Seitenäste erfolgt oft in ziemlich regelmäßigen Abständen. Besonders bei Formen, deren Fäden in Basis und Spitze differenziert sind, wie bei Rivulariaceen und manchen Scytonemataceen (*Tolypothrix*,



Abb. 85. Bildung paarweiser Scheinäste bei *Scytonema Hofmanni* (rechts unten ist eine junge, am Scheitel noch nicht aufgerissene Schlinge sichtbar); rechts oben stärker vergr. ein sich weiterentwickelndes Hormogonium. — 330fach; nach BORNET und THURET.

Abb. 86. Entstehung der V-Verzweigung bei *Brachytrichia Balani*. Nach ERCEGOVIĆ.



Hassallia, *Desmonema*), entstehen dann durch wiederholte einseitige Astbildung gesetzmäßig aufgebaute Thalli (Abb. 87). An der Basis der Seitenäste bildet sich oft sekundär eine terminale (eintüpfelige) Heterocyste. Einzelne Scheinäste können aber wohl auch dadurch entstehen, daß Hormogonien in Verbindung mit dem Mutterfaden zur Weiter-



Abb. 87.
Teil eines Vertikalschnittes durch den Thallus von *Rivularia hospita*. 160fach; nach BORNET und THURET.

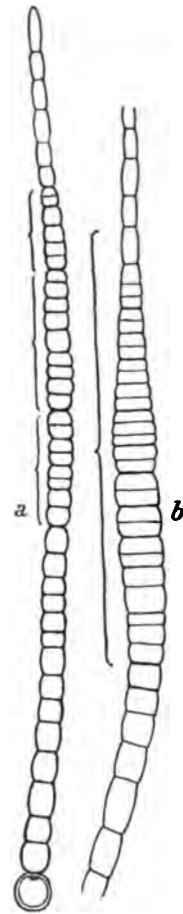


Abb. 88.
Junge Fäden von Rivulariaceen mit der interkalaren Teilungszone; die Abkömmlinge einer Zelle sind durch Klammern bezeichnet. *a Gloeotrichia pisum*, *b Rivularia polyotis*. Nach SCHWENDENER.

entwicklung gelangen (*Hassallia*?); hierüber sind noch genauere Untersuchungen nötig.

Die scheinverzweigten Hormogonalen besitzen wie die echt verzweigten ausgeprägte meristematische Zonen. In der Regel sind primäre

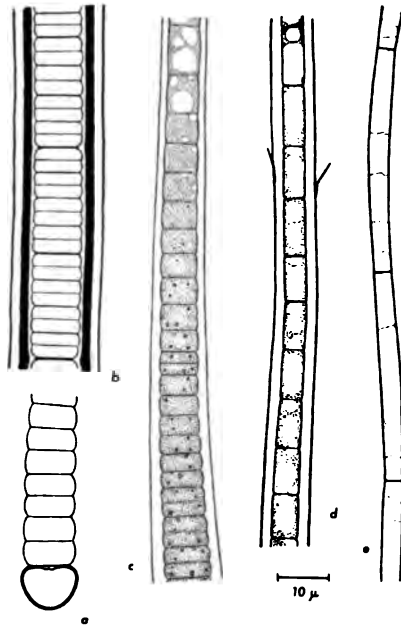


Abb. 89.
Aufeinanderfolgende Abschnitte eines Fadens der Rivulariacee *Dichothrix gypsophila*. *a* Basis mit Heterocyste; *b* Stück aus der Teilungszone (die Verwandtschaft der Zellen ist aus der Tiefe der Einziehungen und der Dicke der Querwände erkennbar); *c* Übergang von der Teilungszone zum Haar (im Bild oben Beginn der Vakuolisation); *d* anschließend an *c*; *e* Teil des Haares nahe seiner Spitze. — Nach dem Leben, Orig.



Abb. 90.
Scheitelzelle und Spitzenmeristem von *Scytonema myochrous* (Form eines feuchten Standortes); Zunahme der Färbung des Chromatoplasmas und der Zahl der Cyanophycinkörner in den älteren Zellen. Nach dem Leben; Orig.

Spitzenmeristeme vorhanden. Bei den Rivulariaceen, deren Fadenspitzen in zugrunde gehende Haare ausgehen, befindet sich die Teilungszone unterhalb des Haares, also interkalar (Abb. 88, 89). Für die meristematischen Abschnitte ist allgemein bezeichnend: die infolge der hohen Teilungsfrequenz kurz-scheibenförmige Zellgestalt, das Fehlen von Reserve-

stoffen (Cyanophycinkörnern), die blasse oder gelbliche Färbung (die Assimilationsfarbstoffe werden erst allmählich in den älteren Zellen gebildet). Die Scheitelzellen sind oft auffallend groß und wie bei Stigonemataceen (Abb. 76) kuppenartig vorgewölbt (Abb. 90, 85). Die meristematischen Fadenabschnitte sind auch manchmal breiter als die alten Teile, so daß die Fäden ein keulenartiges Aussehen erhalten (extrem bei *Leptobasis*). Die Teilung der Scheitelzelle erfolgt oft, wie bei *Stigonema*, inäqual (Abb. 90). Bei manchen aërophytischen Arten geht die Scheitelzelle unter Vakuolisation zugrunde und wird dann von einer subterminalen Zelle ersetzt[1]). Bei *Petalonema densum*, dessen Scheitelzelle durch die kegelige Gestalt auffällt, tritt dieses Verhalten nur gelegentlich auf (Abb. 91), bei *Tolypothrix cucullata* handelt es sich dagegen um eine regelmäßige Erscheinung (vgl. JAAG; Abb. 92).

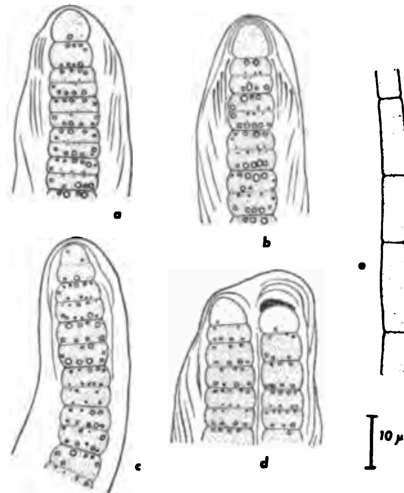


Abb. 91. *Petalonema densum* fa. *a—c* Astenden mit Spitzenmeristem und kegeliger Scheitelzelle; an den Querwänden Cyanophycinkörner; *d* zwei in einer Scheide eingeschlossene Astenden; die Scheitelzelle des rechten ist abgestorben und wird durch die subterminale Zelle ersetzt; *e* Teil eines alten Fadens: Zellen langgestreckt, mit einzelnen Vakuolen. Nach dem Leben; Orig.

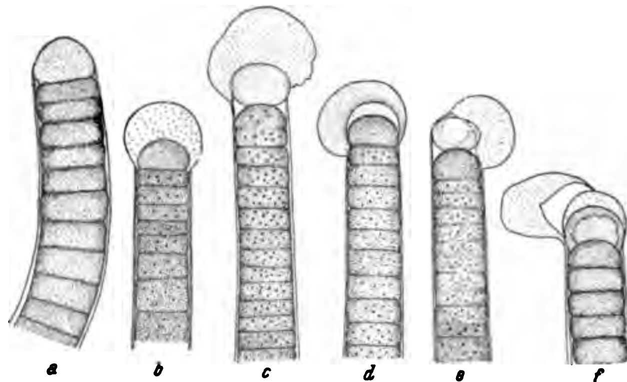


Abb. 92. *Tolypothrix cucullata*, Fadenenden. *a—c* Entwicklung der Scheitelzelle und Ausbildung einer Gallertkappe; *d* eine zweite Kappe wird gebildet; *e, f* die Scheitelzelle wird vakuolisiert und mit der Gallertkappe abgeworfen. — Nach dem Leben; nach JAAG.

[1]) Die Scheitelzelle ist offenbar, auch infolge ihrer dünneren Umhüllung, gegen schädliche Außeneinflüsse, vor allem Austrocknung, besonders empfindlich.

Die Entwicklung der scheinverzweigten, an der Spitze wachsenden Hormogonalen erfolgt wohl allgemein in der Weise, daß der Keimling (das zur Ruhe gekommene Hormogonium) an beiden Enden auswächst, also zunächst nicht polarisiert ist (Abb. 85 rechts). Bei festgewachsenen Formen entwickeln sich zunächst „niederliegende" Fäden, deren Enden aufwärts wachsen und die aus den mittleren Teilen ebenfalls aufwärts wachsende Seitenäste treiben, wodurch rasenförmige Lager entstehen (Abb. 85). Manchmal verkleben die aufrechten Fäden zu Bündeln (in Abb. 85 ist der Beginn dieses Vorgangs zu sehen). Auch die ausgesprochen polaren Rivulariaceenfäden entwickeln sich meist derart aus den Hormogonien, daß an beiden Enden ein Auswachsen eintritt, wonach dann der Keimling in der Mitte entzweibricht; an der Bruchstelle bilden sich dann die basalen Heterocysten, die freien Enden wachsen zum Haar aus. Aus einem Hormogonium entstehen also zwei Keimpflanzen, die ungleichsinnig polarisiert werden. Manche Arten behalten das Wachstum an beiden Enden bei ohne in der Mitte auseinanderzubrechen (*Tildenia*, *Calothrix crustacea*). Bei manchen Arten kann aber auch das gesamte Hormogonium zu einem Keimling werden, es bildet sich also am einen Ende eine Heterocyste, am anderen das Haar. Ob in diesem Fall für die Richtung des Auswachsens die ursprüngliche Polarität des Fadens, aus welchem es entstand, maßgebend ist, oder ob, was wahrscheinlicher ist, die Polarität neu induziert wird, bleibt zu untersuchen.

c) Unverzweigte Formen

Unter den in Basis und Spitze differenzierten Hormogonalen gibt es einzelne Formen (*Homoeothrix*, *Calothrix*-Arten), deren Fäden unverzweigt sind. Es handelt sich hierbei wohl um genetisch stabilisierte Kümmerformen. Im allgemeinen ist es bezeichnend, daß die Bildung unverzweigter Fäden mit interkalarem Wachstum einhergeht. Dieser Typus von Fäden, deren sämtliche Zellen teilungsfähig sind, ist bei den Nostocaceen und Oscillatoriaceen verwirklicht. Der Idealfall völliger Gleichheit aller Zellen wird allerdings wohl nie erreicht. Vielmehr besitzen die Fäden, trotz scheinbar sehr gleichmäßigem Aussehen, eine bestimmte Längsdifferenzierung. Bei den Nostocaceen drückt sich dies bereits darin aus, daß sich einzelne Zellen in Heterocysten umbilden. Die Abstände der Heterocysten, d. h. die Zahl der zwischen je zwei Heterocysten liegenden vegetativen Zellen, ist zwar innerhalb gewisser Grenzen durch Außenbedingungen und individuelle Unterschiede verschiebbar, aber in der Hauptsache von arteigentümlicher Konstanz. Besonders auffallend tritt die Konstanz der Heterocystenabstände bei manchen *Nodularia*-Arten hervor. In Massenansammlungen von Fäden von *Nodularia spumigena* fällt sie schon bei flüchtiger Betrachtung auf. Eine genauere Untersuchung ergibt, daß der Fadenaufbau nur wenig von einem bestimmten Grundschema abweicht. Ein dem Idealfall sich nähernder Faden hat z. B. folgenden Bau[1]): H 16 Hj 10 H 14 Hj 16 H 10 Hj 12 H 14 H 16 H 7[2]) Hj 6[2]) H 12 Hj 14 H 10 Hj 12 H 14 Hj 16 H. Stellenweise herrschende Unregelmäßigkeiten kommen daher, daß einzelne

[1]) H = Heterocyste, Hj = junge, eben entstandene Heterocyste, die Ziffern bezeichnen die Zahl der vegetativen Zellen.

[2]) Noch vor der Teilung!

Abschnitte in der Teilung nachhinken. Das Wachstum erfolgt im wesentlichen aber durch simultane Teilung aller Zellen. Die in einem Fadenabschnitt in der Mitte zwischen zwei Heterocysten liegenden Zellen wandeln sich in Heterocysten um. Die zur Heterocyste werdende Zelle ist eine von zwei eben entstandenen Tochterzellen; die Zahlen der vegetativen Zellen zu beiden Seiten einer jungen Heterocyste sind daher, wenn die nächst jüngere Heterocyste genau in der Mitte zwischen zwei älteren entstand, um 1 verschieden. Nachdem sich alle Zellen zwischen zwei Heterocysten geteilt haben, bildet sich wieder eine Heterocyste. Zu jeder Heterocyste gehört also eine bestimmte Anzahl vegetativer Zellen. Da die Heterocysten nicht mehr teilungsfähig sind, würde die Zahl der vegetativen Zellen immer kleiner werden (bei jedem Teilungs-

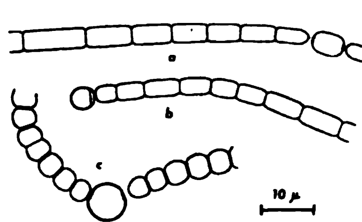


Abb. 93.
Verjüngung der an Heterocysten grenzenden Fadenstücke bei *Nostoc*. a *N. ellipsosporum*, b *N. carneum*, c *N. commune*. Dargestellt sind Fäden, welche die Erscheinung besonders deutlich zeigen. — Nach dem Leben; Orig.

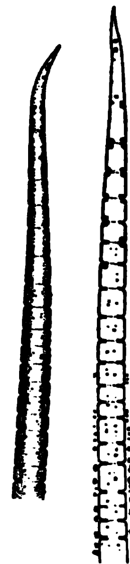


Abb. 94.
Fadenenden von *Oscillatoria acuminata* fa. *longe-attenuata*; in den teilungsfähigen Endzellen bilden sich peripher an den Querwänden kleine Gasvakuolen; im Faden links wurde das Chromatoplasma zur Darstellung gebracht; auffallend ist die Dicke der Querwände. Formolmaterial; nach GEITLER und RUTTNER.

schritt würde eine Zelle wegfallen; ist die Anzahl der vegetativen Zellen eines Abschnittes n, so entstehen nach der Teilung und Heterocystenbildung zwei Abschnitte n und n-1, nach der nächsten Teilung vier Abschnitte, n, n-1, n-1, n-2 usw.. Tatsächlich wird die Zahl aber „aufreguliert", d. h. es läuft in jedem unterzähligen Abschnitt eine überzählige Teilung ab; da die Teilungen im allgemeinen simultan erfolgen, sieht man im wesentlichen Zweiergruppen von Zellen: in manchen Abschnitten jedoch auch eine Gruppe von drei Zellen.

Daß die Fadenzellen nicht gleichwertig sind, ergibt sich oft auch daraus, daß die Dauerzellen nicht an beliebigen Stellen entstehen. Bei *Nodularia* werden sie aus den mittleren Zellen eines Abschnitts zwischen zwei Heterocysten gebildet; ebenso verhalten sich manche *Anabaena*-Arten. In anderen Fällen entstehen die Dauerzellen in unmittelbarer Nachbarschaft mit den Heterocysten (vgl. S. 67, 74). In vielen Fällen sind auch die an den Enden der Fäden liegenden Zellen anders gestaltet als die interkalaren; sie sind schmäler und wahrscheinlich weniger oder nicht teilungsfähig; besonders die Endzelle kann durch ihre starke Zu-

spitzung auffallen. Das gleiche zeigt sich bei *Nostoc* an den interkalaren „Enden", d. h. in den an die Heterocysten grenzenden Abschnitten: die Fäden sind gegen die Heterocysten zu verjüngt (Abb. 93). Auch diese Zellen sind wohl weniger teilungsfähig. Es handelt sich um ein ähnliches Verhalten wie bei *Anabaenopsis*, deren Fäden an den Stellen, wo Heterocysten entstehen und wo ein Auseinanderbrechen erfolgt, schmäler werden (Abb. 57, 60). Welche physiologischen Vorgänge allen diesen Erscheinungen zugrunde liegen, ist noch unbekannt; jedenfalls ergibt sich, daß die bei flüchtiger Betrachtung sehr einfach gebaut aussehenden Fäden der Nostocaceen eine bestimmte Längsdifferenzierung besitzen.

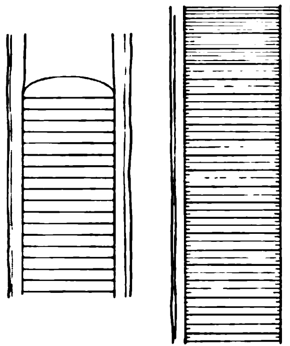


Abb. 95. Fadenabschnitte von *Lyngbya maiuscula*: links in niedrigerer, rechts in hoher Teilungsfrequenz (in der rechten Figur wurden oben die Oberflächenbilder der jungen Querwandringe eingezeichnet, unten ist nur der optische Längsschnitt dargestellt). Nach GEITLER.

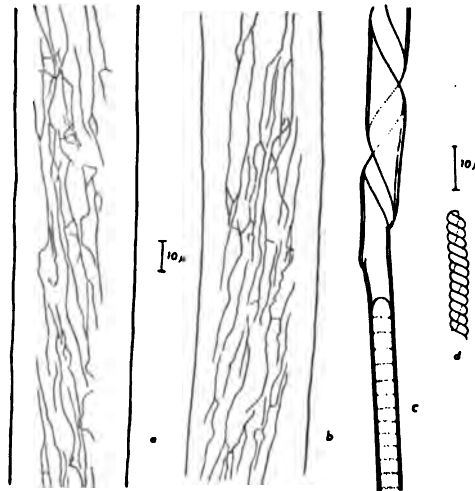


Abb. 96. *a*, *b* ein in der Membranscheide von *Lyngbya maiuscula* wachsender Fadenpilz; die Hyphen wachsen vorwiegend in steilen Schraubenlinien; dargestellt ist die Vorder- und Rückseite der Scheide (hohe und tiefe Einstellung im Mikroskop). *c* Faden von *Lyngbya stagnina*, dessen leeres Scheidenende schraubig aufgerissen ist. *d* Ende eines dicht-schraubig gewundenen Fadens von *Spirulina subsalsa* var. *crassior*. — *c* nach SKUJA, die anderen Orig. (Formolmaterial).

Auch bei *Oscillatoria*, die vielfach als Beispiel für sehr einfach aufgebaute Algenfäden angeführt wird, zeigen sich bestimmte innere Differenzierungen. So verhalten sich die Fadenenden von den übrigen Fadenteilen meist auffallend verschieden. Die Zellen bleiben hier in der Teilung zurück (Abb. 29 rechts), wachsen oft unter Verschmälerung in die Länge, wobei besonders die Endzelle langzugespitzt werden kann; häufig ist damit eine hakenartige Abbiegung verbunden (Abb. 94). Bei manchen Arten schwillt der Scheitel der Endzelle in eigentümlicher Weise „kopfig" an. Dazu können nochVeränderungen im Zellinhalt kommen: bei *Oscillatoria acuminata* verlieren die Endzellen die Cyanophycinkörner, an den Querwänden treten ringartig angeordnet kleine Gasvakuolen auf (Abb. 94). Solche Fadenenden sterben wohl schließlich ab. Bei manchen Oscillatoriaceen (*Phormidium*, *Hydrocoleus* u. a.) bildet

sich auf der Außenwand der Endzelle eine haubenartige Membranverdickung („Kalyptra"); ihre Entstehung ist nicht genau geklärt (BRAND 1906).

Die übrigen Fadenzellen verhalten sich im großen ganzen gleichartig. Als Ausdruck hiervon teilen sich oft lange Fadenabschnitte simultan, wobei bei hoher Teilungsfrequenz die bekannten Bilder zeitlich nahegerückter Querwandbildungen entstehen (Abb. 29, 95). Bemerkenswert ist jedoch, daß zur Hormogonienbewegung nur Fadenstücke befähigt sind, deren Zellenzahl ein bestimmtes Minimum nicht unterschreitet (G. SCHMID); ein solcher Abschnitt umfaßt offenbar Abkömmlinge einer Zelle. In dieser nicht beliebigen Zerlegbarkeit in physiologisch gleichwertige Teilstücke drückt sich eine gewisse Inhomogenität der Fäden in ihrer Längsrichtung aus.

Eine besondere Eigentümlichkeit mancher Oscillatoriaceenfäden besteht in ihrem Schraubenbau der Protoplasten (Abb. 5). Solche Fäden besitzen also, trotz äußerlichem Zylinderbau, eine innere spiralige Organisation; sie drückt sich beim Kriechen in einer Rotation um die Längsachse aus und kann unter Umständen auch im Bau der Membranscheide sichtbar werden (Abb. 96*a*—*c*).

Einige Oscillatoriaceen und manche *Anabaena*-Arten besitzen einen äußerlich ausgeprägten Schraubenbau: die Fäden sind in ihrer ganzen Länge oder nur an den morphologisch abweichend gebauten Enden schraubig gewunden. Die Windungen können sehr lose sein oder sich berühren. Bei manchen *Spirulina*-Arten zeigt sich eine besondere Regelmäßigkeit der Windungen (Abb. 96*d*)[1]. Bei der Hormogoniumbewegung schraubt sich der Faden durch das Wasser. Die Windungsrichtung ist wohl allgemein arteigentümlich. Es ist bemerkenswert, daß die Blaualgen auch in dieser Hinsicht konvergente Bildungen hervorgebracht haben, die auch in ganz anderen Organismengruppen auftreten (schraubig gedrehte Euglenaceen, Dinoflagellaten, Diatomeen, Membranen der Sporangienträger von *Phycomyces*). Was dieser in so verschiedenen Zellen unabhängig voneinander entstandenen Ausbildung zugrunde liegt, wissen wir nicht; wie auf vielen anderen Teilgebieten bleibt auch hier noch ein weites Feld für die Forschung.

Anhang

Intrazellulär symbiotisch lebende Blaualgen: Cyanellen

Einleitung

Wie es Grünalgen und braune Flagellaten gibt, die als Zoochlorellen und Zooxanthellen in Zellen anderer Organismen vorkommen, so gibt es auch unter den Blaualgen Formen, welche im Plasma farbloser tierischer

[1]) Die Fäden kleinzelliger Spirulinen wurden früher für einzellig gehalten, weil die sehr zarten Querwände infolge ihrer durch den Fadenbau bedingten Schräglage im Leben nicht erkennbar sind. Durch Färbung mit Neutralrot oder nach Verdauung des Zellinhalts mit Trypsin lassen sich die Querwände aber in allen Fällen sichtbar machen (ZUELZER, GARDNER, G. SCHMID, FIGINI). Manchmal hat Formolfixierung die gleiche Wirkung (Abb. 96*d*). Die Spirulinen wurden manchmal mit Spirochaeten verglichen; die Ähnlichkeiten sind jedoch äußerlicher Natur (*Spirochaeta* ist flexil und besitzt einen Achsenfaden).

oder pflanzlicher Organismen leben und ihnen als Chromatophoren dienen. Es entstehen auf diese Weise eigenartige Konsortien von scheinbar einheitlichem Aufbau. Eine gesonderte Besprechung dieser Symbiosen ist wegen ihrer biologischen Eigenart angezeigt, zumal auch manche der intrazellulären Blaualgen von freilebenden morphologisch abweichen. In einigen Fällen ist es auch nicht ganz sicher, ob die chromatophorenartigen Körper tatsächlich Blaualgen sind.

Die symbiotischen Blaualgen werden mit PASCHER als Cyanellen, das einzelne Konsortium als Cyanom, die Blaualgensymbiose im allgemeinen als Syncyanose bezeichnet. Außer intrazellulären Cyanellen (Endocyanosen) gibt es auch solche, die außerhalb der Wirtszelle an der Membran oder in Gallerte leben (Ektocyanosen). So bildet die einzellige, stäbchenförmige Blaualge *Chroostipes* einen Mantel um eine *Oicomonas*-artige Flagellatenzelle. Zwischen derartigen Extocyanosen und gewöhnlichem Raumparasitismus kommen wohl alle Übergänge vor. Im folgenden werden nur die Endocyanosen behandelt.

Die Wirtszellen, welche die Cyanellen beherbergen, sind Flagellaten, Rhizopoden, Phykomyceten oder apochlorotische Algen. Nach PASCHER (1931) kommen Cyanellen auch in Ciliaten vor. Mit Ausnahme der Diatomee *Rhizosolenia*, die eigene Chromatophoren besitzt, sind die Wirte farblos, also an sich nicht assimilationsfähig.

Die Cyanellen gleichen meist einzelligen kugeligen oder zylindrischen Chroococcalen, die sich durch Zweiteilung vermehren. Nur die Cyanellen in *Rhizosolenia* und *Geosiphon* sind fadenförmige Hormogonalen. Eine völlige Identifizierung mit freilebenden bekannten Arten ist — mit Ausnahme von *Geosiphon* — nicht möglich. Im übrigen gibt es verschiedene Grade der Ähnlichkeit: die Cyanelle von *Geosiphon* ist ohne weiteres als *Nostoc* erkennbar und wahrscheinlich mit *Nostoc sphaericum* identisch (KNAPP), die Cyanelle *Richelia* in *Rhizosolenia* ist eine Nostocacee vom Typus *Anabaenopsis*; die Cyanellen in *Peliaina* und *Cryptella* gleichen im wesentlichen *Synechocystis*, die in *Gloeochaete* und *Chalarodora Synechococcus* oder *Rhabdoderma*; am abweichendsten sehen die Cyanellen von *Glaucocystis* aus, die sich nicht in eine bestimmte Gattung einreihen lassen.

In allen Fällen zeigen die Cyanellen eine Differenzierung in eine stark gefärbte, fast immer blaugrüne Rindenschicht und in einen schwächer gefärbten (oder farblosen?) Innenteil (vgl. die Abbildungen). Diese Strukturen können wohl als Chromato- und Centroplasma angesehen werden. Bei *Glaucocystis* erscheint das „Centroplasma" allerdings verhältnismäßig schmal und auffallend gegen das Centroplasma abgesetzt. Für *Cyanophora* gibt KORSCHIKOFF (1921) an, daß sich die gefärbte Rindenschicht „absprengen" läßt; das Centroplasma erscheint hier völlig strukturlos. Aus beiden Gründen will KORSCHIKOFF die Cyanellen nicht für Blaualgen halten. Tatsächlich läßt sich eine genaue cytologische Parallele mit freilebenden Blaualgen — allerdings auch infolge der geringen Größe — nur schwer durchführen. In den Cyanellen von *Glaucocystis* und *Gloeochaete* lassen sich kleine Körnchen nachweisen, die sich färberisch wie die Volutinkörper („Epiplasten") der Blaualgen verhalten; das Centroplasma erscheint im übrigen auch hier homogen (GEITLER 1923). Es wäre notwendig zu versuchen, mit moderner Methodik (FEULGENS Nuklealreaktion) einen Chromodialapparat in den Cyanellen nachzuweisen. Solange dies nicht geschehen ist, bleibt wenigstens für manche

Cyanellen die Möglichkeit bestehen, daß sie keine Blaualgen sind. Was sie allerdings sonst sein sollten, ist kaum einzusehen. Auf keinen Fall kann es sich um echte, autochthone Chromatophoren handeln, da die Cyanellen außerhalb der Wirtszelle ± lebensfähig sind und nie die für Plastiden so bezeichnende alveoläre Degeneration zeigen.

Ob die Cyanellen wie die freilebenden Blaualgen eine Membran (Eigenmembran) besitzen, wurde noch nicht untersucht. Für den *Nostoc* in *Geosiphon* und die *Richelia* in *Rhizosolenia* ist ihr Vorhandensein als sicher anzunehmen, da diese Formen typische Hormogonalen-Organisation (Heterocysten!) besitzen.

Beschreibung der Einzelfälle

Paulinella chromatophora. Dieser eigenartige Organismus ist eine beschalte Amöbe vom Typus *Sphenoderia* (Abb. 97). Das Plasma enthält

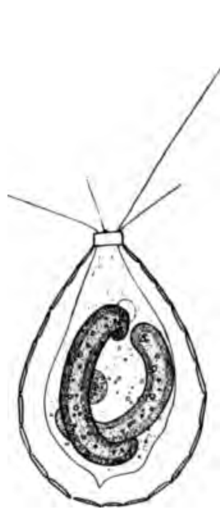


Abb. 97. *Paulinella chromatophora*; optischer Längsschnitt. — Nach PASCHER.

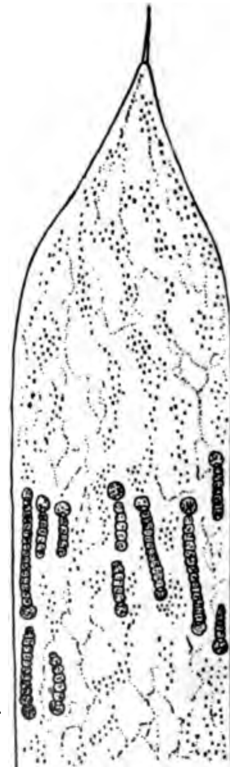


Abb. 98. Fäden von *Richelia intracellularis* in einer Zelle der Diatomee *Rhizosolenia* (diese nicht vollständig gezeichnet). Nach KARSTEN aus HUSTEDT.

in der Regel zwei zylindrische, leicht gekrümmte Körper von lebhaft blaugrüner Farbe, die sich durch Querteilung vermehren. Schon LAUTERBORN (1895), der *Paulinella* und damit den ersten Fall einer Endocyanose beschrieb, ferner PENARD und HOOGENRAAD vermuteten die Blaualgennatur der Cyanellen. Durch die cytologische Untersuchung und die Feststellung, daß diese Körper außerhalb der Wirtszelle lebensfähig sind, sich teilen und wachsen können, wurde dies zur Gewißheit (GEITLER 1927, PASCHER 1929).

Richelia intracellularis in Rhizosolenia. Einige Arten der marinen planktonischen Diatomee *Rhizosolenia* (*styliformis*, *cylindrus*, *hebetata* fa. *semispina*, *Temperei*, *similis*, *Castracanei*) enthalten im plasmatischen Wandbelag kurzzellige, einreihige und unverzweigte Blaualgenfäden mit terminalen Heterocysten, die der Nostocacee *Anabaenopsis* gleichen (Abb. 98; KARSTEN 1907). Die Fäden sind parallel zur langen Achse der Wirtszelle ausgerichtet und teilen sich gleichzeitig mit ihr. Die *Rhizosolenia*-Zellen enthalten, wie die anderer Kieselalgen, gelbbraune Chromatophoren. Bemerkenswert ist, daß gelegentlich Richelien auch epiphytisch an anderen planktonischen Meeresdiatomeen (*Chaetoceras*) gefunden wurden. Eingehendere Untersuchungen stehen noch aus.

Nostoc „symbioticum" in *Geosiphon pyriforme*. *Geosiphon* wächst auf feuchter Erde und besteht aus einem rhizoidenartigen Strang,



Abb. 99. *Geosiphon pyriforme*. *a* Habitusbild, in den oberiridischen Blasen sind die Knäuel des *Nostoc symbioticum* sichtbar. *b* Mikrotomschnitt durch eine Blase, nur einzelne *Nostoc*-Fäden sind getroffen. — Nach F. v. WETTSTEIN.

der aufrechte, birnförmige Blasen trägt (Abb. 99; F. v. WETTSTEIN). Die Pflanze ist ungekammert und enthält im gemeinsamen Plasma zahlreiche Zellkerne. Wie KNAPP nachgewiesen hat, handelt es sich um einen Phykomyceten (ein ähnlicher Typus ist *Pythiogeton ramosum*). In den Blasen lebt eine Blaualge, die morphologisch völlig mit *Nostoc* übereinstimmt; wahrscheinlich handelt es sich um die Art *Nostoc sphaericum*.

Geosiphon läßt sich anorganisch ernähren, woraus bereits folgt, daß die *Nostoc*-Fäden als Chromatophoren dienen. Die experimentelle Untersuchung durch KNAPP ergab, daß sich der *Nostoc* außerhalb des Pilzes kultivieren läßt und daß auch der Pilz ohne *Nostoc* auf organischem Nährboden wachsen kann. Er bildet in diesem Fall ein Mycel ohne Blasen. Die Blasenbildung erfolgt nur unter der Einwirkung des *Nostoc*; es konnte unmittelbar beobachtet werden, daß an Stellen, wo die Hyphen *Nostoc*-Fäden treffen, wohl unter Verquellung der Membran aus den Hyphen Plasma austritt, das den *Nostoc* aufnimmt und sich dann wieder mit einer Membran umgibt. Diese Stelle schwillt weiterhin an und wird zur Blase.

Gloeochaete Wittrockiana ist eine chromatophorenlose Tetrasporale mit langen Gallertgeißeln (Abb. 100). Die Fortpflanzung erfolgt außer durch Teilung durch Bildung von zweigeißeligen Zoosporen (DANGEARD, KORSCHIKOFF 1917, PASCHER 1931). Die Zellen enthalten zylindrische, leicht gekrümmte Cyanellen, die in größerer Zahl meist peripher

angeordnet sind (Abb. 101). An der Stelle, wo die Gallertborste entspringt, befindet sich ein cyanellenfreier Raum, in dem zwei kontraktile Vakuolen liegen. Die Alge war lange Zeit bekannt, doch wurden die Cyanellen für Chromatophoren gehalten; ihre wahre Natur ließ sich erst nach eingehen-

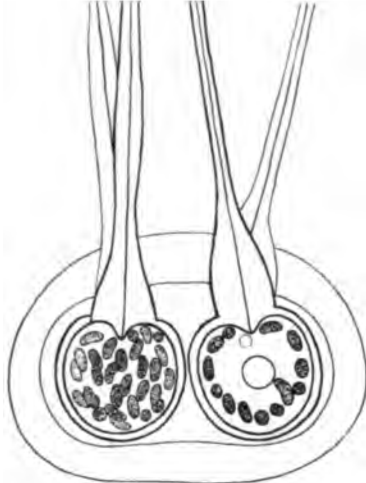


Abb. 100. *Gloeochaete Wittrockiana*, zweizellige Kolonie in Seitenansicht; die „Gallertgeißeln" (= von Gallerte umhüllte lange Plasmafäden) sind nicht in ihrer ganzen Länge eingezeichnet; die linke Zelle ist im Oberflächenbild, die rechte im optischen Schnitt dargestellt (rechts der Kern und eine kontraktile Vakuole sichtbar); die Zellen liegen in gemeinsamer Gallerte. Nach PASCHER.



Abb. 101. *Gloeochaete Wittrockiana*, achtzellige Kolonie von oben gesehen; in vier Zellen sind die vorwiegend peripher liegenden Cyanellen dargestellt, zwischen ihnen sind Öltropfen sichtbar; man erkennt den cyanellenfreien Fleck, in dem die kontraktilen Vakuolen liegen und von dem aus die Gallertgeißeln entspringen. Nach GEITLER.



a



b

Abb. 102. *Glaucocystis Nostochinearum*. *a* achtzellige Kolonie, in vier Zellen sind die Cyanellen und zum Teil Öltropfen dargestellt; der Zellkern ist verdeckt. *b* einzelne Cyanellen mit dem charakteristischen „Knöpfchen", die beiden linken nach einem fixierten und gefärbten Präparat, die beiden rechten nach dem Leben. Nach GEITLER.

den Untersuchungen erkennen (GEITLER 1923). Bezeichnend ist, daß die Cyanellen ihre Farbe wie freilebende Blaualgen je nach den Außenbedingungen ändern: unter optimalen Bedingungen sind sie lebhaft blaugrün gefärbt, bei Nährsalzmangel werden sie gelblich (Stickstoffchlorose!). Die Differenzierung in Chromato- und Centroplasma ist deutlich (Abb. 101). Von echten Chromatophoren unterscheiden sie sich schon dadurch, daß sie aus der Zelle ausgedrückt lange Zeit am Leben bleiben. Die Teilung erfolgt quer.

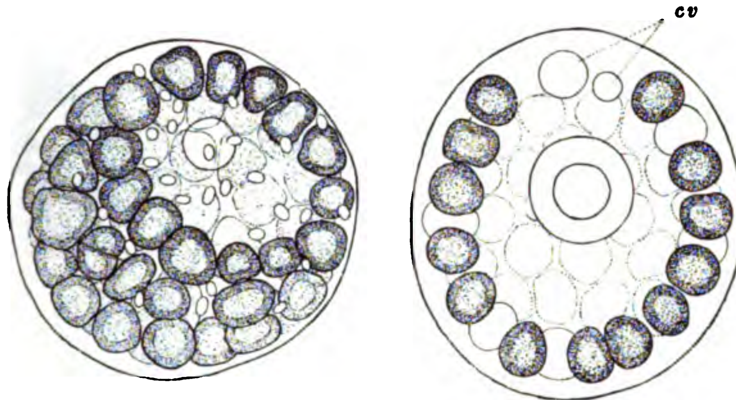


Abb. 103. *Cyanoptyche gloeocystis.* Links kombiniertes Oberflächenbild, die dicht topfförmig zusammenschließenden Cyanellen lassen einen farblosen Raum frei, in dem die kontraktilen Vakuolen liegen. Rechts optischer Schnitt; *cv* = kontraktile Vakuolen. — Nach PASCHER.

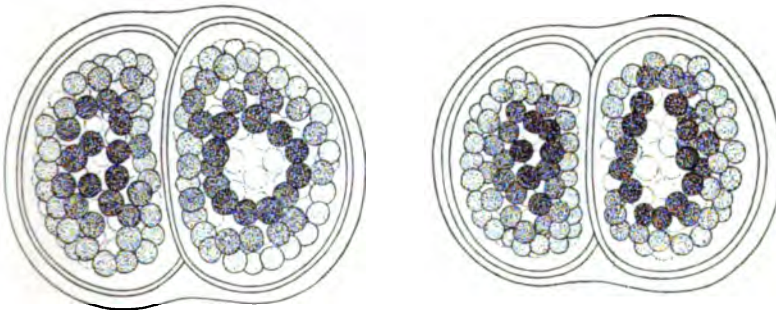


Abb. 104. Zwei zweizellige Gallertkolonien von *Cyanoptyche gloeocystis.* Nach PASCHER.

Glaucocystis Nostochinearum. Wie im Fall von *Gloeochaete* wurde die wahre Natur der Cyanellen bis in die neuere Zeit verkannt. Es handelt sich um eine Protococcale vom Typus *Oocystis*, die an Stelle der Chromatophoren blaugrüne Cyanellen führt (GEITLER 1923). Sie liegen meist annähernd radial von einem Punkt der Wandmitte ausstrahlend in der Zelle, sind an einem Ende verjüngt, am anderen verbreitert und umgebogen (Abb. 102*a*). Dem inneren Ende sitzt ein stark lichtbrechendes Körnchen unbekannter Beschaffenheit auf (Abb. 102*b*). Das Aussehen weicht stark von bekannten freilebenden Blaualgen ab;

vielleicht läßt es sich durch den Vergleich mit Involutionsformen verstehen (vgl. Abb. 11).

Cyanoptyche gloeocystis (PASCHER 1931). Die Alge ist wie *Gloeochaete* eine chromatophorenlose Tetrasporale, besitzt aber keine Gallertgeißeln (Abb. 103—105). Die Cyanellen sind annähernd kugelig und liegen in großer Zahl peripher in der Wirtszelle; an einer Seite, dem



Abb. 105. Schwärmer von *Cyanoptyche gloeocystis*, *a*, *b* von der Seite, *c* schräg von oben gesehen; zwei gleichlange Geißeln (zum Teil optisch verkürzt). — Nach PASCHER.

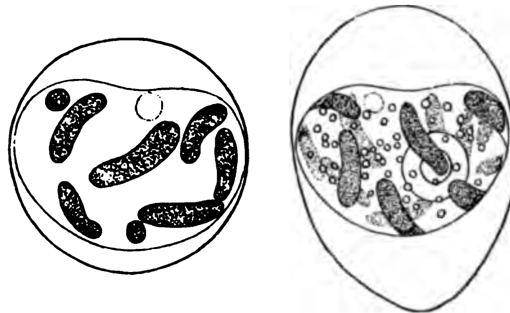


Abb. 106. *Chalarodora azurea*. Skizze zweier Zellen; man sieht die vorn und hinten mehr oder weniger abstehende zarte Membranhülle und den fast halbkugeligen, vorne leicht eingedrückten Protoplasten mit den leicht gekrümmten, nicht immer gleichdicken Cyanellen. — Nach PASCHER.

vorderen Pol der Zelle, fehlen die Cyanellen, hier liegen wie bei *Gloeochaete* zwei kontraktile Vakuolen. Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß gelegentlich einzelne Cyanellen austreten und in der Gallerthülle der Alge sich teilen können, wobei Zweier-, Vierer- und Achtergruppen entstehen. Dieser Vorgang konnte fortlaufend beobachtet werden (PASCHER 1931). Es ist damit jeder Zweifel ausgeschlossen, daß die Cyanellen Blaualgen sind.

Chalarodora azurea. Dieser nur zweimal flüchtig beobachtete Organismus (PASCHER 1931 und GEITLER, daselbst mitgeteilt) ist den vorhergehenden sehr ähnlich (Abb. 106). Die Cyanellen gleichen in Gestalt und Anordnung fast völlig denen von *Gloeochaete.*

Peliaina cyanea (PASCHER 1931). Im Unterschied zu den bisher besprochenen Fällen handelt es sich um einen chromatophorenlosen Flagellaten, der Cyanellen enthält (Abb. 107). Die systematische Zugehörigkeit der Monade ist ungewiß. Die Cyanellen, die zu 1 bis 6 im

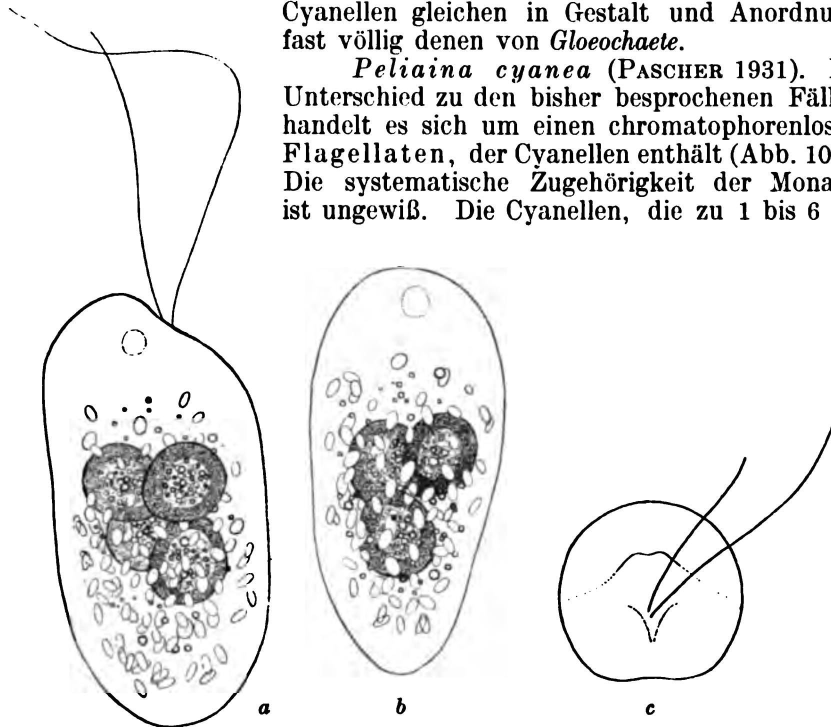


Abb. 107. *Peliaina cyanea.* *a* von der Seite; vier Cyanellen von ziemlich unregelmäßiger Gestalt; Chromatoplasma deutlich, ohne Cyanophycinkörnchen, Centroplasma mit Reservestoffen; die stärkeren kleinen Kreise im Wirtsplasma sind Öltropfen, die zarteren Ellipsen Stärkekörner. Vorne die kontraktile Vakuole. *b* schief von der Rückseite, drei unregelmäßig geformte Cyanellen. *c* von vorne gesehen, etwas zu regelmäßig gezeichnet. — Nach PASCHER.

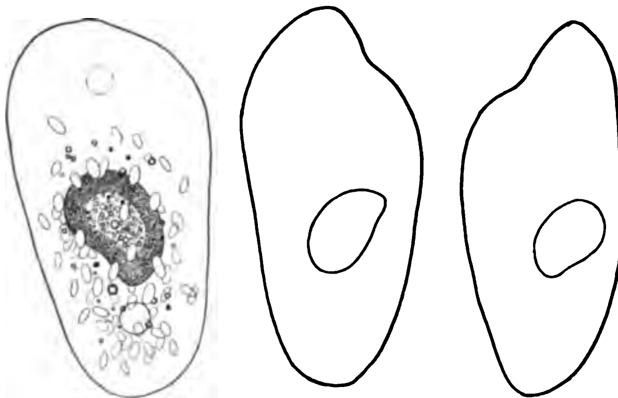


Abb. 108. *Peliaina cyanea,* drei Cyanome, in jedem nur eine, sehr große und unregelmäßig geformte Cyanelle. — Nach PASCHER.

Innern des Zellkörpers liegen, entsprechen dem Typus *Synechocystis*, sind also kugelig oder manchmal etwas unregelmäßig gestaltet (Involutionsformen! Abb. 108). Aus der Wirtszelle ausgedrückte Cyanellen vermögen sich zu teilen und Cyanophycinkörnchen zu bilden (Abb. 109). Bei der Teilung des Flagellaten teilen sich auch die Cyanellen, jedoch nicht streng gleichzeitig, so daß Schwankungen in der Zahl vorkommen (Abb. 110). Im extremen Fall ist nur eine einzige Cyanelle vorhanden; unterbleibt deren Teilung während der Teilung des Wirts, so entsteht eine c y a n e l l e n f r e i e Tochterzelle. Diese vermag im Gegensatz zu den normalen cyanellenführenden Zellen keine Stärke, sondern nur Öl

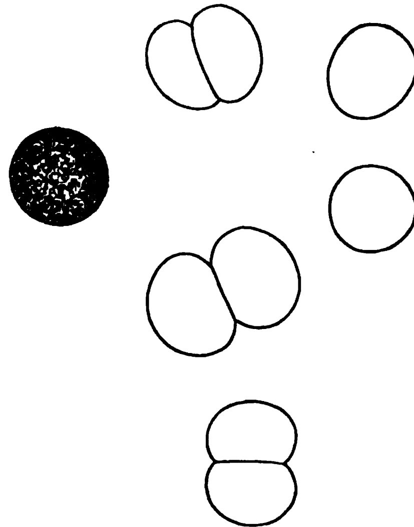


Abb. 109. *Peliaina*-Cyanellen aus der Monade ausgequetscht. Sie teilen sich außerhalb der Wirtszelle, nehmen mehr kugelige Formen an und bilden Cyanophycinkörnchen. Nach PASCHER.

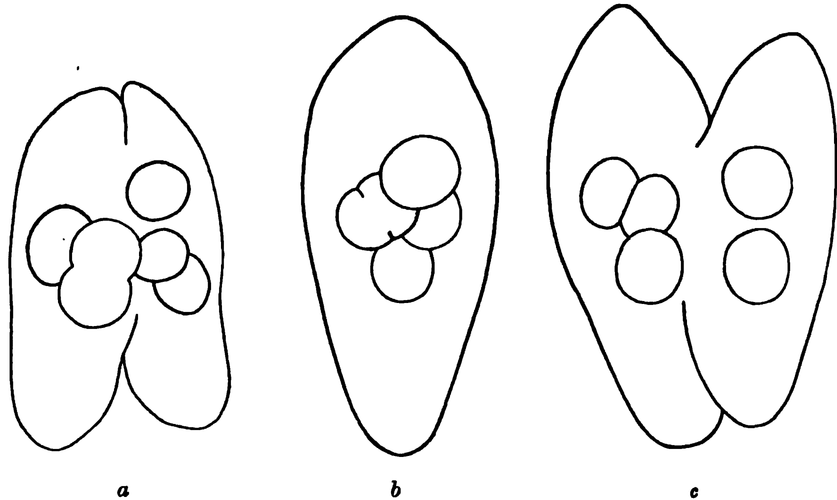


Abb. 110. Teilungsstadien von *Peliaina*. *a* Teilung der Monade fast zu Ende geführt. Cyanellen zum Teil in Teilung begriffen, teils bereits aufgeteilt. *b* eine Cyanelle teilt sich nach der Teilung der Monade. *c* Teilungsstadium mit unvollständiger Koppelung der Cyanellenteilung mit der Monadenteilung. — Nach PASCHER.

zu bilden (Abb. 111). In manchen Fällen können einzelne Cyanellen, wie dies auch bei Zoochlorellen vorkommt, von der Wirtszelle v e r d a u t werden.

Cryptella cyanophora (PASCHER 1931) ist ein ähnliches Endocyanom, dessen Wirt eine farblose Cryptomonade ist. Die Cyanellen sind in der Einzahl vorhanden (Abb. 112). Wahrscheinlich ist die Teilung des Wirts mit der der Cyanellen fix gekoppelt. Eingehendere Untersuchungen konnten nicht vorgenommen werden. — Ein ähnlicher Organismus ist vielleicht die von PLAYFAIR beschriebene *Chroomonas* (*Cryptomonas*) *gemma*, welche zwei kugelige, blaugrüne „Chromatophoren" enthält, und die von KORSCHIKOFF untersuchte *Cyanophora paradoxa* (Abb. 113).

Ein nicht näher untersuchtes Amöben-Endocyanom stellt Abb. 114 dar (PASCHER 1931). Die Zahl der kleinen kugeligen Cyanellen ist hier sehr groß (wohl über 100).



Abb. 111. *Peliaina*; cyanellenfreie Zelle ohne Stärke, ausschließlich mit Öl. — Nach PASCHER.

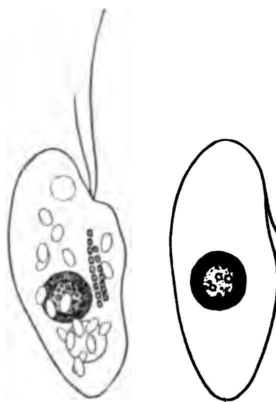


Abb. 112. *Cryptella cyanophora*; links Seitenansicht, rechts vom Rücken gesehen; je eine Cyanelle. Die stark gezeichneten gereihten Körperchen sind die für die Cryptomonaden charakteristischen Schlundtrichocysten, die anderen Scheibchen sind Stärke. Nach PASCHER.

Allgemeines

Das Zusammenleben von Blaualgen in farblosen Wirtsorganismen hat allgemein biologisch bemerkenswerte Folgen.

Bei *Cryptella*, *Peliaina* und *Paulinella* sind die Cyanellen zu wenigen vorhanden und liegen unregelmäßig in der Wirtszelle. Bei *Gloeochaete*, *Cyanoptyche* und *Glaucocystis* zeigen dagegen die in größerer Zahl vorhandenen Cyanellen eine bestimmte periphere und polarisierte Anordnung. PASCHER hat darauf hingewiesen, daß die Gesamtheit der Cyanellen dieser Formen auffallend den muldenförmigen Chromatophor bzw. die muldenförmige Ansammlung der Teilchromatophoren bei primitiven Grünalgen (*Chlamydomonas*) nachahmt. Mit ganz verschiedenen Mitteln wird in beiden Fällen eine morphologisch und funktionell gleichartige Bildung erreicht.

In physiologischer Hinsicht sind folgende Tatsachen bedeutsam. Die Cyanellen enthalten im Gegensatz zu den freilebenden Blaualgen

keine Cyanophycinkörnchen. Da die Cyanophycinkörnchen als Reservestoffe aufzufassen sind, liegt hier offenbar ein analoges Verhalten wie bei den Flechtenalgen vor: die Assimilate werden wohl sofort von der Wirtszelle übernommen, ohne in der erzeugenden Zelle gestapelt zu werden. Für *Peliaina* und *Paulinella* konnte PASCHER zeigen, daß aus der Wirtszelle ausgetretene, sich weiterentwickelnde Cyanellen Cyanophycinkörnchen bilden; die Fähigkeit der Reservestoffspeicherung ist also tatsächlich vorhanden, kann sich aber innerhalb des Konsortiums

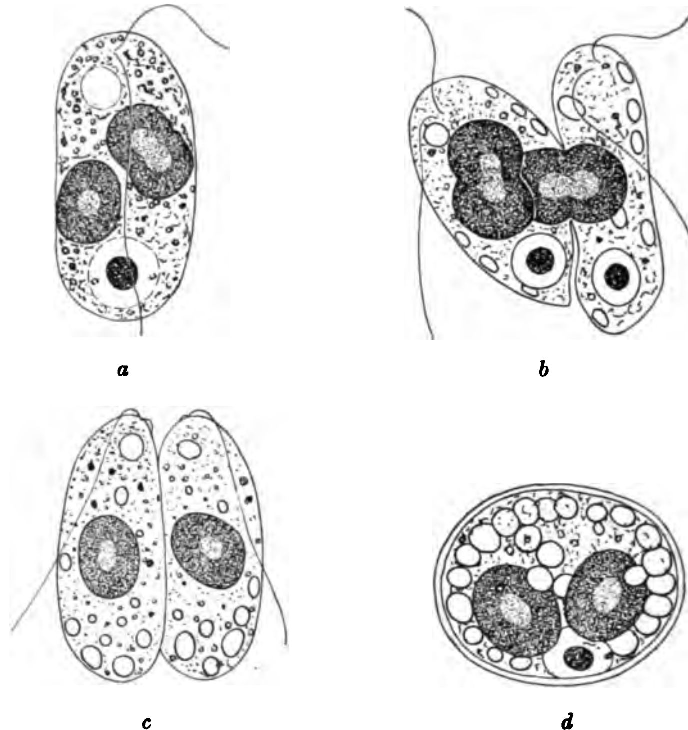


Abb. 113. ***Cyanophora.*** **Nicht aufgeklärtes Endocyanom. *a* Monade mit zwei blaugrünen Körpern (= Cyanellen?), der eine in Teilung. *b, c* Teilungsstadien; Teilung der „Cyanellen" mit der des Wirtes gekoppelt. *d* derbwandige Cyste; die „Cyanellen" werden vor der Encystierung nicht ausgestoßen. Die Ellipsen in allen Figuren stellen Stärkekörner dar. — Nach KORSCHIKOFF.**

nicht auswirken. — Auffallend ist ferner, daß die cyanellenführenden Zellen in ihrem Plasma Stärke bilden, was im allgemeinen bei farblosen, nicht assimilationsfähigen Organismen nicht der Fall ist. Bei *Peliaina* fand PASCHER, daß in cyanellenfreien Individuen keine Stärke gebildet werden kann (Abb. 111). Die Stärkebildung im Wirt hängt also in diesem Fall deutlich von der Tätigkeit der Cyanellen ab[1]). Bei den anderen Endocyanomen wurden noch keine cyanellenfreien Individuen angetroffen, so daß die naheliegende Annahme, daß auch bei ihnen die

[1]) Es bliebe noch zu untersuchen, ob nicht auch cyanellenfreie Individuen bei entsprechender Ernährung (Zuckerfütterung) Stärke bilden können.

gleiche Beziehung besteht, nicht überprüft werden konnte[1]). — Eine auffallende Erscheinung ist schließlich die Phototaxis von *Peliaina*, *Cryptella* und der Schwärmer von *Gloeochaete*, *Glaucocystis* und *Cyanoptyche*. Sie wird sehr wahrscheinlich durch das Vorhandensein der Cyanellen bedingt, da farblose, augenflecklose Formen im allgemeinen nicht phototaktisch sind. Für *Peliaina* konnte PASCHER tatsächlich nachweisen, daß die cyanellenfreien Individuen ihre phototaktische Empfindlichkeit verloren haben. Auch in dieser Hinsicht ersetzen also die Cyanellen autochthone Chromatophoren.

Über die phylogenetische Entstehung der Endocyanosen lassen sich nur Vermutungen äußern, da in allen bekannten Fällen — mit Ausnahme von *Geosiphon* — die Cyanellen von Zelle zu Zelle weitergegeben werden, die Art der Erwerbung also nicht verfolgt werden kann. Nur bei *Geosiphon* wird wiederholt — bei jeder Blasenbildung — ein freilebender *Nostoc* aufgenommen. Für die anderen Endocyanosen nimmt PASCHER an, daß die Cyanellen auf dem Weg animalischer Ernährung in die Wirtszellen hineingekommen sind. Der Gleichgewichtszustand der Symbiose wäre also, wie auch in anderen Fällen, sekundär, und würde auf einer nicht zu Ende geführten Verdauung beruhen, sei es, daß die Wirtszelle inaktiv wurde oder die aufgenommene Blaualge entsprechende Abwehrreaktionen ausführen konnte. In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, daß *Peliaina* ein verhältnismäßig labiles Gleichgewicht besitzt; gelegentlich können einzelne Cyanellen verdaut werden. Auch das Fehlen der Cyanophycinkörnchen in den Cyanellen läßt sich in gewisser Hinsicht als ein unvollständiger Verdauungsvorgang auffassen: in Blaualgen, die an Amöben verfüttert werden, werden zuerst die Cyanophycinkörnchen angegriffen (PASCHER 1931). Doch kann das Fehlen der Cyanophycinkörner auch nur der Ausdruck des geänderten Stoffwechsels sein, wie er offenbar auch die Ursache für das Fehlen geformter Assimilate in Flechtenalgen ist.

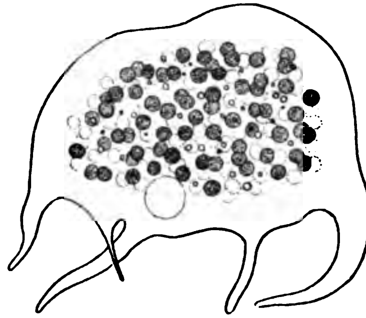


Abb. 114. Amöbe mit zahlreichen kleinen Cyanellen. Die Bildung der zarten, langen Pseudopodien war unter den gegebenen Bedingungen für die Art bezeichnend. Nach PASCHER.

Die Möglichkeit der animalischen Erwerbung der Cyanellen liegt für die Rhizopoden- und Flagellatencyanome besonders nahe. Im Fall von *Gloeochaete*, *Glaucocystis* und *Cyanoptyche* kann die Aufnahme durch die nackten Schwärmer erfolgt sein. Andererseits ist es auch vorstellbar, daß die Cyanellen als Parasiten in die Wirtszellen eindrangen. Intrazellulär parasitische Typen kommen unter den Blaualgen tatsächlich vor; eine solche Form ist *Anabaena Cycadeae* (Abb. 12), die in den Zellen der Wurzelknöllchen von *Cycas*-Arten lebt. Als parasitischer Vorgang ist wohl auch das Eindringen des *Nostoc* in die Pilzhyphen bei *Geosiphon* aufzufassen.

[1]) Es wäre auch möglich, daß bei den apochlorotischen Grünalgencyanomen — *Gloeochaete*, *Glaucocystis*, *Cyanoptyche*, *Chalarodora* — sich die Stärkebildung wie z. B. bei den apochlorotischen Flagellaten *Polytoma* und *Chilomonas* erhalten hat; allerdings scheinen in diesen Fällen Leukoplasten vorhanden zu sein, wovon bei den Cyanomen nichts zu sehen ist.

Nachtrag

Während der Drucklegung erschien eine eingehende, kritische Untersuchung über die Querwände der Oscillatorien (A. MÜHLDORF, Das Plasmodesmenproblem bei der Gattung *Oscillatoria* [Cyanophyceae], Bull. Jard. Mus. Cluj, **15**, 1935). Nach MÜHLDORF besitzen die Oscillatorien keine Plasmodesmen; die Querwände sind jedoch nicht rein ergastisch (unbelebt), vielmehr ist das „Ektoplasma" fest mit ihnen verwachsen, so daß sie mit der Pellikula mancher Flagellaten vergleichbar erscheinen. Darüber hinaus zeigt MÜHLDORF, daß Plasmodesmen im eigentlichen Sinn — distinkte, die Membran durchziehende Plasmafäden — für Blaualgen bisher nicht einwandfrei nachgewiesen wurden; die Angaben KOHLS beruhen auf verschiedenen Irrtümern. Ob echte Plasmodesmen bei Blaualgen überhaupt vorkommen, wäre also noch näher zu untersuchen. Unabhängig von diesen Ergebnissen bleiben aber die in dieser Bearbeitung geschilderten Eigentümlichkeiten des Fadenbaus, die die Verschiedenheit chamäsiphonaler und hormogonaler Organisation ausmachen, bestehen: im ersten Fall werden die Protoplasten durch gänzlich oder vorwiegend „tote" Querwandsubstanz getrennt, im anderen Fall haftet das Protoplasma an und wohl in der Querwand, so daß ein Kontakt benachbarter Protoplasten besteht, wenn er auch nicht durch wahrnehmbare Plasmafäden, die in erkennbaren Poren die Membranen durchsetzen, hergestellt wird; das gleiche gilt für die dünne Tüpfelhaut der Stigonemataceen und die Porenhaut der Heterocysten.

Literatur[1])

Freilebende Blaualgen

ACTON, E. Observations on the Cytology of the Chroococcaceae. Ann. of Bot. 28, 1914.

AGARDH, C. A. Dissertatio de metamorphosi algarum. Lund 1820. — Systema algarum. Lund 1824.

AHLBORN, F. Über die Wasserblüte Byssus flos-aquae und ihr Verhalten gegen Druck. Verh. naturw. Ver. Hamburg, 3. Folge 2, 1895.

APTEKARJ, E. M. De nova Cyanophycearum specie: Anabaenopsis Arnoldii mihi. Not. Syst. Inst. Crypt. Horti Bot. Princ. U.S.S.R. 4, 1926.

BAUMGÄRTEL, O. Konidiosporenbildung bei Microchaete calotrichoides. Ber. deutsch. Bot. Ges. 35, 1917.

— Das Problem der Cyanophyceenzelle. Arch. f. Protk. 41, 1920.

BECK VON MANNAGETTA, G. Die Sporen von Microchaete tenera und ihre Keimung. Öst. Bot. Ztschr. 48, 1898.

BENTLEY, H. B. Cell division in Merismopedia glauca. Rep. Brit. Assoc. 1907.

BHARADWAJA, Y. False branching and sheath-structure in the Myxophyceae, with special reference to the Scytonemataceae. Arch. f. Protk. 81, 1933.

BOCAT, L. Sur le pigment de l'Oscillatoria Cortiana rouge. C. R. Soc. Biol. Paris 64, 1908.

BORESCH, K. Die Färbung der Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom N-Gehalt des Substrats. Jahrb. f. wiss. Bot. 52, 1913. — Über die Einwirkung farbigen Lichts auf die Färbung von Cyanophyceen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 37, 1919. — Phykoërythrin in Cyanophyceen. Ebenda 39, 1921. — Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen. Biochm. Ztschr. 119, 1921. — Die komplementäre chromatische Adaptation. Arch. f. Protk. 44, 1921. — Ein Fall von Eisenchlorose bei Cyanophyceen. Z. f. Bot. 13, 1921. — Ein neuer die Cyanophyceenfarbe bestimmender Faktor. Ber. deutsch. Bot. Ges. 38, 1920; 42, 1924.

BORNET, É. und C. FLAHAULT. Révision des Nostocacées hétérocystées. Ann. Sci. nat. Bot. VII. 3, 4, 5, 7, 1886, 1887, 1888. — Deux nouveaux genres d'algues perforantes. J. de Bot. 2, 1888. — Sur quelques plantes vivant dans le teste calcaire des mollusques. Bull. Soc. Bot. Fr. 36, 1889. — und A. GRUNOW. Mazaea, nouveau genre de l'ordre des Cryptophycées. Bull. Soc. Bot. Fr. 28, 1881. — und G. THURET. Notes algologiques. I, II. Paris 1876, 1880.

BORZI, A. Note alla morfologia delle alghe ficocromacee. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 10, 11, 14, 1878, 1879, 1882. — Le communicazioni intracellulari delle Nostochinee. Malpighia 1, 1887. — Nachträge zur Morphologie und Biologie der Nostocaceen. Flora 1878. — Probabili acenni di conjugazione presso alcune Nostochinee. Boll. Soc. Bot. Ital. 1895. — In: SOMMIER, Flora della isole Pelagie, Firenze, 1907. — Studi sulle mixoficee. Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. ser. 21, 23, 24, 1914, 1916, 1917.

BRAND, F. Der Formenkreis von Gloeocapsa alpina. Bot. Cbl. 83, 1900. — Bemerkungen über Grenzzellen und über spontan rote Inhaltskörper der Cyanophyceen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 19, 1901. — Über das osmotische Verhalten der Cyanophyceenzelle. Ebenda 21, 1903. — Morphologisch-biologische Betrachtungen über Cyanophyceen. Beih. Bot. Cbl. 15, 1903. — Über Spaltkörper und Konkavzellen der Cyanophyceen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 23, 1905. — Über die sogenannten Gasvakuolen und die differenten Spitzenzellen der Cyanophyceen, sowie über Schnellfärbung. Hedwigia, 45, 1906.

BRISTOL-ROACH, B. M. On the retention of vitality by algae from old stored soils. New Phyt. 18, 1919.

[1]) Floristisch-systematische, physiologische und ökologische Veröffentlichungen sind nur genannt, wenn sie auch wesentliche anatomische Einzelheiten enthalten.

BROWN, W. H. Cell division in Lyngbya. Bot. Gaz. 51, 1911.

BRUNNTHALER, J. Der Einfluß äußerer Faktoren auf Gloeothece rupestris. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 118, 1909.

BÜTSCHLI, O. Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890. — Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896. — Notiz über Teilungszustände des Zentralkörpers bei einer Nostocacee usw. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg 1898. — Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakterien. Arch. f. Protk. 1, 1902.

CANABAEUS, L. Über die Heterocysten und Gasvakuolen der Blaualgen und ihre Beziehungen zueinander. Pflanzenforschg. 13, 1929.

CHODAT, R. Chroococcus turgidus. Arch. sci. phys. nat. Genève 32, 1894. — Etudes de biologie lacustre. Bull. l'herbier Boissier 6, 1898. — und MALINESCO. La structure cellulaire des Cyanophycées. Labor. bot. univ. Genève. 1893.

CHOLNOKY, B. v. Beiträge zur Kenntnis der Hormocystenbildung. Beih. Bot. Cbl. Abt. A, 53, 1935.

COHN, F. Über die Algen des Karlsbader Sprudels. Abh. schles. Ges. vaterl. Kultur 2, 1862.

CORRENS, C. Über Dickenwachstum durch Intussuszeption bei einigen Algenmembranen. Flora 1889. — Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. deutsch. Bot. Ges. 15, 1897.

CROW, W. B. A critical study of certain unicellular Cyanophyceae. New Phyt. 21, 1922. — The generic characters of Arthrospira and Spirulina. Trans. Amer. Micr. Soc. 46, 1927. — The morphology of the filaments of Cyanophyceae. Ann. de Protist. 1, 1928. — Contributions to the morphology of colonial Cyanophyceae. Arch. f. Protk. 61, 1928.

DANGEARD, P. A. Observations sur le vacuome des Cyanophycées. C. R. Ac. Sci. Paris 197, 1933.

DANILOV, A. N. Das Phycocyan und Phycoërythrin auf Grund der Ergebnisse der Spektralanalyse. Bull. Jard. Imp. Bot. Pierre le Gr. 16, 1916. — Le Nostoc en état de symbiose. Russ. Arch. Protist. 6, 1927.

DOHORNE, A. Contribution à l'étude comparée de l'appareil nucléaire des infusoires etc. Arch. Zool. exp. et gén. 60, 1920.

DEINEGA, V. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phykochromaceen. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou 5, 1891.

DELAPORTE, B. Sur la structure et le processus de sporulation de l'Oscillospira. C. R. Ac. Sci. Paris 198, 1934.

ELENKIN, A. A. Mémoire sur la modification des principes de la classification des Hormogonées. Journ. d. russ. Bot. Ges. 1, 1916. — De chroococcacearum duabus speziebus e gub. Olonetzkensi. Not. Syst. Inst. Crypt. Horti Bot. Petrop. 2, 1923. — und A. DANILOV. Recherches cytologiques sur les cristaux et les grains de sécretion dans les cellules de Symploca muscorum etc. Bull. Jard. Imp. Bot. Pierre le Grand 16, 1916.

ENGELMANN, TH. W. Über die Bewegung der Oscillariaceen und Diatomeen. Bot. Ztg. 37, 1879. — Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. 41, 1883.

ERCEGOVIĆ, A. Sur quelques nouveaux types des Cyanophycées lithophytes de la côte adriatique. Arch. f. Protk. 66, 1929. — Sur la valeur systématique et la ramification des genres Brachytrichia Zanard. et Kyrtuthrix Erceg. et un nouveau type d'algue perforante. Ann. de Protist. 2, 1930. — Sur quelques genres peu connus des Cyanophycées lithophytes de la côte adriatique. Arch. f. Protk. 71, 1930. — Études écologiques et sociologiques des Cyanophycées lithophytes de la côte yougoslave de l'adriatique. Bull. intern. Ac. Yougosl. Sci. Arts, Cl. math. nat. 26, 1932.

FECHNER, R. Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Z. f. Bot. 7, 1915.

FIGINI, G. P. Osservazioni intorno al genere Spirulina Turp. Nuova Notarisia 1925.

FISCHER, A. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena 1897. — Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg. 63, 1905.

FLAHAULT, CH. Sur quelques formes de Nostoc. Bull. Soc. Bot. Fr. 30, 1883.

FRESENIUS, G. Über den Bau und das Leben der Oscillarien. Mus. Senckenbg. 3, 1845.

FRÉMY, P. Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française. Arch. Bot. 3, 1930.

FRITSCH, F. E. Studies on Cyanophyceae I, III. New Phytol. 3, 1904. — II. Beih. Bot. Cbl. I. Abt. 18, 1905. — The encrusting algal communities of certain fast-flowing streams. New Phytol. 28, 1929.

GAIDUKOW, N. Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. Abh. Preuß. Ak. Wiss. Berlin, 1902. — Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Ber. deutsch. Bot. Ges. 21, 1903. — Zur Frage nach der komplementären chromatischen Adaptation. Ebenda 41, 1923.

GARDNER, N. L. Cytological Studies in Cyanophyceae. Univ. Cal. Publ. Bot. 2, 1906. — New Pacific Coast marine Algae. Ebenda 6, 1917.

GAVAUDAN, P. und N. GAVAUDAN. Quelques remarques sur la cytologie des Oscillariées. Bull. Soc. Bot. Fr. 80, 1933.

GEITLER, L. Kleine Mitteilungen über Blaualgen. Öst. Bot. Ztschr. 70, 1921 a. — Versuch einer Lösung des Heterocystenproblems. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 130, 1921 b. — Zur Cytologie der Blaualgen. Arch. f. Protk. 45, 1922 a. — Neue und wenig bekannte Blaualgen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 40, 1922 b. — Synoptische Darstellung der Cyanophyceen in morphologischer und systematischer Hinsicht. Beih. Bot. Cbl. II. Abt. 41, 1925 a. — Über neue oder wenig bekannte interessante Cyanophyceen aus der Gruppe der Chamaesiphoneae. Arch. f. Protk. 51, 1925 b. — Cyanophyceae, in Rabenhorsts Kryptogamenflora. Leipzig 1930/32. — Über die am besten bekannten, ältesten Organismen. Die Naturwiss. 14, 1926. — Über die Bedeutung der Größe für die Organisation der Zelle. Die Naturwiss. 18, 1930. — Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. IV, V. Arch. f. Protk. 82, 1933. — Kleine Mitteilungen über neue oder wenig bekannte Blaualgen. Öst. Bot. Ztschr. 84, 1935. — und E. RUTTNER. Die Cyanophyceen der deutschen limnologischen Sunda-Expedition, ihre Morphologie, Systematik und Ökologie. Arch. f. Hydrob. 1935/36.

GICKLHORN, J. Über den Blauglanz zweier Oscillatorien. Öst. Bot. Ztschr. 70, 1921.

GLADE, K. Zur Kenntnis der Gattung Cylindrospermum. Cohns Beitr. Biol. d. Pfl. 12, 1914.

GOMONT, M. Sur quelques Oscillariées nouvelles. Bull. Soc. Bot. Fr. 46, 1899. Monographie des Oscillariées. Ann. Sci. Nat. Bot., 7. sér. 15, 16, 1892. — Recherches sur les enveloppes cellulaires des Nostocacées. Bull. Soc. Bot. Fr. 35, 1888.

GONÇALVES DA CUNHA, A. Sur la signification du corps central des Cyanophycées, C. R. Soc. Biol. Paris 118, 1935.

GOOR, A. C. J. VAN. Sur les pseudovacuoles rouges et leur signification. Rev. algol. 2, 1925. — Zur Kenntnis der Oscillatoriaceen. Réc. Trav. Néerland 15, 1918.

GUILLIERMOND, A. Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. Rev. gén. Bot. 18, 1906. — Nouvelles observations sur la structure des Cyanophycées. C. R. Ac. Sci. Paris 1925. — A propos de la structure des Cyanophycées. Ebenda 1925. — Nouvelles recherches sur la structure des Cyanophycées. Rev. gén. Bot. 38, 1926. — La structure des Cyanophycées. C. R. Ac. Sci. Paris 197, 1933.

HANSGIRG, A. Über den Polymorphismus der Algen. Bot. Cbl. 22, 1885. — Prodromus der Algenflora von Böhmen. Prag 1886. — Bemerkungen über die Bewegungen der Oscillarien. Bot. Ztg. 1883. — Physiologische und algologische Studien. Prag 1887.

HARDER, R. Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen. Z. f. Bot. 9, 1917. — Über die Bewegung der Nostocaceen. Ebenda 10, 1918. — Lichtintensität und „chromatische Adaptation" bei den Cyanophyceen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 40, 1922. — Über die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen. Z. f. Bot. 15, 1923.

HAUPT, A. W. Cell structure and cell division in the Cyanophyceae. Bot. Gaz. 75, 1923.

HEGLER, R. Untersuchungen über die Organisation der Phykochromaceenzelle. Jahrb. wiss. Bot. 36, 1901.

HIERONYMUS, G. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen. Cohns Beitr. Biol. Pfl. 5, 1892. — Über die Organisation der Phykochromaceenzelle. Bot. Ztg. 1893.

HINZE, G. Über Schwefeltropfen im Innern von Oscillarien. Ber. deutsch. Bot. Ges. 21, 1903.

HOLLANDE, A. CH. Remarques au sujet de la structure cytologique des Cyanophycées. C. R. Soc. Biol. Paris 109, 1932. — Remarques au sujet de la structure cytologique des quelques Cyanophycées. Arch. Zool. exp. et gén. 75, 1933. — und G. HOLLANDE. La structure cytologique des cellules des Cyanophycées. Ebenda 110, 1932.

HOLLERBACH. De nova specie sectioneque Tolypothrix usw. Not. Syst. Inst. Crypt. Horti Bot. Petrop. U.S.S.R. 2, 1923. — De statibus Gloeocapsae magmatis Kütz. notula. Ebenda 3, 1924.

HYAMS und RICHARDS. Notes on Oscillaria prolifica. Techn. Quaterly 15, 1902.

JAAG, O. Eine neue Blaualge, Tolypothrix cucullata. Öst. Bot. Ztschr. 83, 1934. — Eine neue Blaualge Plectonema capitatum. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 44, 1935.
JANCZEWSKI, E. VON. Zur parasitischen Lebensweise des Nostoc lichenoides. Bot. Ztg. 30, 1872. — Observations sur la reproduction des quelques Nostochacées. Ann. des sci. nat. sér. 5, 19, 1874.
ITZIGSOHN, H. Die Gloeocapsa und Chroococcus-Diamorphose. Bot. Ztg. 1854. — Über Gloeocapsa. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1875. — Skizzen zu einer Lebensgeschichte des Hapalosiphon Braunii. Nova Acta Akad. Caes. Leop. Car. 35.
KIRCHNER, O. Schizophyceae, in ENGLER-PRANTL, Nat. Pflanzenfam. Leipzig 1900.
KLEBAHN, H. Gasvakuolen, ein Bestandteil der Zellen wasserblütebildender Phycochromaceen. Flora 80, 1895. — Über wasserblütebildende Algen, insbesondere usw. Forschber. Plön. 4, 1896. — Bericht über einige Versuche, betreffend die Gasvakuolen von Gloiotrichia echinulata. Ebenda 5, 1897. — Neue Untersuchungen über Gasvakuolen. Jahrb. wiss. Bot. 61, 1922. — Weitere Untersuchungen über die Gasvakuolen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 43, 1925.
KLEBS, G. Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. Bot. Inst. Tübingen 2, 1886.
KLEIN, G. Zur Chemie der Zellhaut der Cyanophyceen. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 124, 1915.
KOHL, F. Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kerns. Jena 1903.
KOLKWITZ, R. Über die Krümmungen bei den Oscillariaceen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 14, 1896. — Über die Krümmungen und den Membranbau bei einigen Spaltalgen. Ebenda 15, 1897.
KONGISER, R. Zur Kenntnis der Bewegung von einzelligen Cyanophyceen. Bot. Z. 17, 1932.
KOSSINSKAJA, K. K. De Petalonemate, sectione Scytonematis, monographia. Not. Syst. Inst. Crypt. Horti Bot. Petrop. U.S.S.R. 4, 1926.
KRENNER, J. A. Über die Bewegung der Oscillarien. Arch. f. Protk. 51, 1925.
KÜTZING, T. F. Phycologia generalis, oder Anatomie, Physiologie und Systematik der Tange. Leipzig 1843. — Tabulae phycologicae, I, II. Nordhausen 1845—1849. — Species algarum. Leipzig 1849.
KYLIN, H. Über die Farbe der Florideen und Cyanophyceen. Svensk Bot. Tidskr. 6. 1912. — Über die karotinoiden Farbstoffe der Algen. Z. phys. Chemie 166, 1927. — Einige Bemerkungen über Phykoërythrin und Phykozyan. Hoppe-Seylers Ztschr. Phys. Chemie 197, 1931.
LANGERON, M. Les Oscillariées du tube digestif de l'homme et des animaux. Ann. de Parasit. hum. et comp. Paris 1, 1923.
LAUTERBORN, R. Untersuchung über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896. — Die sapropelische Lebewelt. Verh. Naturk. med. Ver. Heidelberg. N. F. 13, 1915.
LEMAIRE, A. Recherches microchimiques sur la gaine de quelques Schizophycées. Journ. de Bot. 15, 1901.
LEMMERMANN, E. Algen. I., in: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. 3, Leipzig 1910.
LOTSY, J. P. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. I. Jena 1907.
MACCALLUM, A. B. On the cytology of non nucleated organism. Trans. Canad. Inst. Toronto 1899.
MAGNUS, W. und B. SCHINDLER. Über den Einfluß der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien. Ber. deutsch. Bot. Ges. 30, 1912; Z. f. Bot. 5, 1913.
MAMELI, E. Ricerche sulla costitutione chimica della membrana delle Alghe cianoficee. Atti R. Ist. Bot. Univ. Pavia 1920.
MARX, F. A. Untersuchungen über die Zellen der Oscillarien. Diss. Erlangen 1892.
MASSART, J. Recherches sur les organismes inférieurs. V. Mém. Ac. Sci. Belg. 1901.
MENEGHINI, G. Cenni sulla organografia e fisiologia delle Alghe. 1838.
MEYER, A. Orientierende Untersuchungen über die Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg. 1904.
MOCKERIDGE, F. A. An examination of Nostoc for nuclear materials. Brit. Journ. Exp. Biol. 4, 1927.
MOLISCH, H. Die sogenannten Gasvakuolen und das Schweben gewisser Phykochromaceen. Bot. Ztg. 1903. — Untersuchungen über das Phykozyan. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 115, 1906.
MONTFORT, C. Farbe und Stoffgewinn im Meer. Jahrb. wiss. Bot. 79, 1934.
NÄGELI, C. Gattungen einzelliger Algen. 1849.

NADSON, G. Über den Bau des Cyanophyceenprotoplasten. Scripta Bot. St. Petersburg 1895. — Über den Einfluß der Lichtstärke auf die Färbung der Algen. Bull. Jard. Imp. Prot. Petersburg 1908. — Contribution à l'étude des algues perforantes. Bull. Ac. Sci. U.R.R.S., VII. sér., 1932. — und N. KRASSILNIKOW, Schizophytes du caecum du Cabaye. C. R. Ac. Sci. Paris 187, 1928.

NAUMANN, E. Über die Ausfällung des Eisenoxyds bei einer Art der Gattung Lyngbya. Ark. f. Bot. 16, 1921. — Notizen zur Biologie der Süßwasseralgen, II. Ark. f. Bot. 18, 1924.

NIKLITSCHEK, A. Das Problem der Oscillatorien-Bewegung. Beih. Bot. Cbl. Abt. A, 52, 1934.

NOVÁCEK, F. Epilithické sinice serpentinu mohelenských. Arch. d. Verbandes Nat. Heimatschutz, Mohelno (Brünn) 1934.

OLIVE, E. W. Mitotic division of the nuclei of the Cyanophyceae. Beih. Bot. Cbl. 1905.

PALLA, E. Beiträge zur Kenntnis des Baues des Cyanophyceenprotoplastes. Jahrb. wiss. Bot. 25, 1893.

PANINI, F. Osservacioni sulla sostanca fondamentale nella membrana cellulare di diversi Alghe. Atti R. Ist. Veneto. Sci. Lett. Arti. 84, 1924. — Intorno alla costituzione chimica della guaina dello Scytonema alatum. Nuova Notarisia, 1925.

PASCHER, A. Über die morphologische Entwicklung der Flagellaten zu Algen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 42, 1924. — Über die Teilungsvorgänge bei einer neuen Blaualge: Endonema. Jahrb. wiss. Bot. 70, 1929.

PERFILIEV, B. V. Sur la locomotion de l'algue bleue Synechococcus. Journ. Microbiol. 2, 1915.

PHILLIPS, O. A comparative study of the cytology and movements of the Cyanophyceae. Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania. 1904.

PIA, J. Die Kalkbildung durch Pflanzen. Beih. Bot. Cbl.,Ab.t. A 52, 1934.

POLJANSKY, G. und G. PETRUSCHEWSKY. Zur Frage über die Struktur der Cyanophyceenzelle. Arch. f. Protk. 67, 1929.

PRAT, S. Plasmolyse des Cyanophycées. Bull. int. Ac. Sci. de Boheme. Prag 1921. — Beitrag zur Kenntnis der Organisation der Cyanophyceen. Arch. f. Protk. 52, 1925. — Studie o biolithogenesi. V. Praze, Náklad Ceské Ak. Ved a ůmení. 1929.

PRELL, H. Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. Arch. f. Protk. 42, 1921.

PRINGSHEIM, E. G. Über Blaualgen. Die Naturwiss. 1913.

PRINGSHEIM, N. Über die Befruchtung und Keimung der Algen. Monatsber. kgl. Ak. Wiss. Berlin 1855.

RICHTER, A. Über die Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösung. Flora 75, 1892.

RICHTER, P. Gloiotrichia echinulata, eine Wasserblüte des Großen und Kleinen Plöner Sees. Forschber. Plön 2, 1894. — Scenedesmus und die roten Körner von Gloiotrichia echinulata. Ber. naturf. Ges. Leipzig 1895.

ROYERS, H. Zum Polymorphismus der Cyanophyceen. Jahresber. naturw. Vereins Elberfeld. 1906.

SARGENT, M. C. Causes of color change in blue-green algae. Proc. Nat. Ac. Sci. U.S.A. 20, 1934.

SAUVAGEAU, C. Sur l'état coccoide d'un Nostoc. C. R. Ac. Sci. Paris 115, 1892. — Sur le Nostoc punctiforme. Ann. sci. nat., sér. 8, 3. — Sur les myxophycées roses et sur un procédé d'étude de la phycocyanine. C. R. Soc. Biol. Paris 64, 1908.

SCHAARSCHMIDT, J. Zur Morphologie des Chlorophylls und des pflanzlichen Zellkerns. Klausenburg 1881.

SCHINDLER, B. Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Z. f. Bot. 5, 1913.

SCHMID, G. Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Flora, N. F. 11, 1918. — Über Organisation und Schleimbildung bei Oscillatoria Jenensis und das Bewegungsverhalten künstlicher Teilstücke. Jahrb. wiss. Bot. 60, 1921. — Über die vermeintliche Einzelligkeit der Spirulinen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 38, 1920. — Bemerkungen zu Spirulina Turp. Arch. f. Protk. 43, 1921. — Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der Oscillatoria Jenensis. Jahrb. wiss. Bot. 62, 1923.

SCHMIDLE, W. Zur Entwicklung von Sphaerozyga oscillarioides. Ber. deutsch. Bot. Ges. 14, 1896. — Über drei Algengenera. Ebenda 19, 1901.

SCHMITZ, F. Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Sitzber. niederrhein. Ges. Nat.-Heilkunde. 1879. — Über die Zellkerne der Thallophyten. Ebenda, 1880. — Zur Kenntnis der Spaltalgen. Biol. Cbl. 1882. — Die Schizophyten oder Spaltalgen. Leopoldina 1883.

SCHRÖDER, B. Untersuchungen über die Gallertbildungen der Algen. Verh. Natur.-med. Ver. Heidelberg, 1901.
SETCHELL, W. A. und N. L. GARDNER. The marine Algae of the Pacific Coast of North America. I. Univ. Cal. Publ. Bot. 1, 1919. — New Myxophyceae from Porto Rico. Mem. New York Bot. Garden 7, 1927.
SCHWENDENER, S. Zur Wachstumsgeschichte der Rivularien. Sitzber. Kgl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin 1894.
SCOTT, D. On nuclei in Oscillaria and Tolypothrix. J. Linn. Soc. Bot. 24, 1887.
SMITH, G. M. The fresh-water algae of the United States. New York 1933.
SPRATT, E. R. Some observations on the life history of Anabaena Cycadeae. Ann. of Bot. 25, 1911.
SPEARING, J. K. Ciliated reproductive bodies in the Cyanophyceae. Nature, London 129, 1932.
STARMACH, K. Über polnische Chamaesiphon-Arten. Acta Soc. Bot. Polon 6, 1929.
STEINECKE, F. Das Auskeimen alter Heterocysten bei Calothrix Weberi. Bot. Arch. 34, 1931.
STOCKMAYER, S. Über Spaltalgen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 1894.
STRASBURGER, E. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.
STRODTMANN, S. Die Ursache des Schwebevermögens bei den Cyanophyceen. Biol. Cbl. 15, 1895. — Die Anpassung der Cyanophyceen an das pelagische Leben. Arch. f. Entwicklmech. Org. 1, 1895.
SUSSKI, E. P. Die komplementäre chromatische Adaptation der Oscillatoria Engelmanniana. Cohns Beitr. Biol. Pfl. 17, 1929.
SWELLENGREBEL, N. H. Note on the cytology of Calothrix fusca. Quart. J. Micr. Sci. 1910.
TANGL, E. Zur Morphologie der Cyanophyceen. Denkschr. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 1883.
TEODORESCO, E. C. Sur la présence d'une Phycoérythrine dans le Nostoc commune. Rev. gén. Bot. 32, 1920.
THE SVEDBERG und F. KATSURAI. Die Molekulargewichte des Phykoërythrins und Phykozyans von Aphanizomenon flos-aquae. J. Amer. Chem. Soc. 51, 1929.
THUNMARK, S. Bidrag till kännedomen om recenta kalktuffer. Geol. Fören. Förhandl. 48, 1926.
THURET, G. Observations sur la reproduction des quelques Nostochinées. Mém. soc. sci. nat. Cherbourg 5, 1857. — Note sur le mode de reproduction du Nostoc verrucosum. Ann. Sci. Nat., sér. 3, 2, 1844. — Essai de classification des Nostochinées. Ann. Sci. Nat., sér. 6, 1, 1875.
TILDEN, J. On some algal stalactites of the Yellowstone National Park. Bot. Gaz. 24, 1897. — Minnesota Algae. I. Myxophyceae. Minneapolis 1910. — Calcareous Algae, in: Index algarum universalis. 1920.
TURCHINI, J. Rôle de l'hétérocyste des Nostocacées. Rev. gén. de Bot. 30, 1918.
ULLRICH, H. Über die Bewegungen von Beggiatoa mirabilis und Oscillatoria jenensis. I. Planta 2, 1926; II. Ebenda 9, 1929.
ULRICH, F. Kalkkristallbildung an Blaualgen. Ztschr. f. Krystallogr. 66, 1928.
VIRIEUX, J. Sur les gaines et les mucilages des Algues d'eau douce. C. R. Ac. Sci. Paris 151, 1910.
WAGER, H. The cell structure of the Cyanophyceae. Proc. Roy. Soc. London 72, 1903.
WEBER, R. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Calothrix. Arch. f. Protk. 79, 1933.
WILLE, N. Über die Zellkerne und Poren der Wände bei Phykochromaceen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 1, 1883. — Algologische Untersuchungen an der biologischen Station in Drontheim. I—VII. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skriften. 1906. — Phykoërythrin bei den Myxophyceen. Ebenda 40, 1922.
WOOD, H. C. A. A contribution to the history of the fresh-water algae of North America. Smithsonian Contrib. Knowl. 19, 1872.
WOLLE, F. Fresh-water algae of the United States. Bethlehem, Pa. 1887.
WORONICHIN, N. N. Biologie et Morphologie du Coelosphaerium Nägelianum. Arch. Russes Protist. 6, 1927.
ZACHARIAS, E. Über die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Ztg. 48, 1890. — Über die Zellen der Cyanophyceen. Ebenda 50, 1892. — Über die Zellen der Cyanophyceen. Ebenda 51, 1893. — Über die Cyanophyceen. Abhandl. Geb. Naturw. Hamburg. 1900. — Über die Cyanophyceen. Jahrb. wiss. Anst. Hamburg. 1903. — Über die neuere Cyanophyceenliteratur. Bot. Ztg. 65, 1907.

ZOPF, W. Zur Kenntnis der Spaltalgen. Bot. Cbl. **10**, 1882. — Zur Morphologie der Spaltpflanzen. Leipzig 1882.

ZUELZER, M. Über Spirochaeta plicatilis Ehrbg. und deren Verwandtschaftsbeziehungen. Arch. f. Protk. **24**, 1911.

ZUKAL, H. Über die Diplocoleon-Bildung (eine Abart der Nostocmetamorphose). Notarisia 1890. — Über die Entstehung einiger Nostoc- und Gloeocapsa-Formen. Öst. Bot. Ztschr. 1889. — Über den Zellinhalt der Schizophyten. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 1892. — Beiträge zur Kenntnis der Cyanophyceen. Öst. Bot. Ztschr. 1894. — Über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Ber. deutsch. Bot. Ges. 1896. — Neue Beobachtungen über einige Cyanophyceen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 1894.

Cyanellen

DANGEARD, P. Mémoires sur les algues. Le Botaniste, 1889.

GEITLER, L. Der Zellbau von Glaucocystis Nostochinearum und Gloeochaete Wittrockiana und die Chromatophorentheorie von MERESCHKOWSKY. Arch. f. Protk. **47**, 1923. — Bemerkungen über Paulinella chromatophora. Zool. Anz. **72**, 1927.

HOOGENRAAD, H. R. Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Paulinella chromatophora. Zool. Anz. **72**, 1927.

KARSTEN, G. Indisches Phytoplankton. Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp., II, 1907.

KNAPP, E. Über Geosiphon pyriforme Fr. Wettst., eine intrazelluläre Pilz-Algensymbiose. Ber. deutsch. Bot. Ges. **51**, 1933.

KORSCHIKOFF, A. A. Contributions à l'étude des algues de la Russie. Rech. alg. station biol. „Borodinskaja" pendant l'été 1915. Mittlg. biol. Station Bordinskaja **4**, 1917. — Protistologische Beobachtungen. I. Cyanophora paradoxa. Russ. Arch. f. Protk. **8**, 1921.

LAUTERBORN, R. Protozoenstudien. III. Paulinella chromatophora, eine beschalte Rhizopode des Süßwassers mit blaugrünen, chromatophorenartigen Einschlüssen. Z. wiss. Zool. **59**, 1895.

PASCHER, A. Über die Natur der blaugrünen Chromatophoren des Rhizopoden Paulinella chromatophora. Zool. Anz. **81**, 1929. — Studien über Symbiosen. I. Über einige Endosymbiosen von Blaualgen in Einzellern. Jahrb. wiss. Bot. **71**, 1931.

PENARD, E. Notes sur quelques Sarcodines. I. Rev. Suisse Zool. **13**, 1905.

PLAYFAIR, A. Australian fresh-water Flagellatae. Proc. Linn. Soc. New S.-Wales **46**, 1921.

WETTSTEIN, F. v. Geosiphon, eine neue interessante Siphonale. Österr. Bot. Ztschr. **65**, 1925.

Alphabetisches Verzeichnis der lateinischen Namen[1])

Anabaena 10, 15, 67, 69, 73, 74, 103, 106
cycadeae 23, 75, 117
lapponica 66
torulosa 81
Anabaeniolum 1
Anabaenopsis 43, 67, 71, 72, 105, 107, 109
Ankistrodesmus 86
Aphanizomenon 11, 15
Aphanocapsa 46
Aphanothece 21, 46
bullosa var. maior 47, 48
caldariorum 23, 46
Castagnei 37
nostochopsis 62
Arthrodesmus 21

Beggiatoa 79

Calothrix 103
crustacea 103
scopulorum 31
Ceramium 25
Chaetoceras 109
Chalarodora 107, 117
azurea 113
Chamaesiphon 8, 23, 39, 43, 44, 53, 54, 64, 81
confervicola 55
fallax 55
fuscus 55, 81
oncobyrsoides 55, 81
polonicus 81
Chilomonas 117
Chlamydomonas 115
Chlorobakterien 1
Chroococcopsis 52
Chroococcus 43, 60, 61
macrococcus 3
turgidus 6, 8, 42, 46
Chroomonas gemma 115
Chroostipes 62, 107
Chroothece 82
Clastidium 22, 51, 54
Coccopedia 82
Coelosphaerium 24, 30, 46
Crucigenia 82
Cryptella 107, 115, 117
cyanophora 115, 117
Cryptomonas gemma 115
Cyanarcus 21, 62
Cyanocystis versicolor 52
Cyanodictyon 86
Cyanophora 107
paradoxa 115
Cyanoptyche 115, 117
gloeocystis 112
Cyanostylon 91
Cycas 23, 117
Cylindrospermum 67, 68, 69, 73, 78
licheniforme var. violaceum 66
stagnale 66

Dactylococcopsis 21, 23, 86
linearis 62
Dermocarpa 2, 23, 50, 51, 54
fucicola 51
hemisphaerica 51
protea 52
suffulta 51
versicolor 52
violacea 49
xenococcoides 52, 49
Desmonema 99
Dichothrix 23
Dictyosphaerium 86
Dictyota 25

Elakatothrix 86
Endonema 48, 52, 56, 86
Eucapsis 46, 82

Fischerella 78

Geosiphon 107, 109, 117
pyriforme 109
Glaucocystis 107, 115, 117
nostochinearum 111
Gloeactinium 86
Gloeocapsa 26, 29, 32, 59, 82
Gloeochaete 81, 107, 111, 112, 113, 115, 117
Wittrockiana 109
Gloeodinium montanum 3
Gloeothece 21, 26, 31, 32, 62
Gloeotrichia 14, 15, 67, 73
echinulata 14
Gomphosphaeria 24, 46, 82

Hapalosiphon 64
Hassallia 99, 101
Herpyzonema intermedia 48
Hildenbrandia 96
Holopedia 61, 82
Homoeothrix 103
Hormathonema 91
Hydrocoleus 105
Hyella 52
Hyphomorpha 92

[1]) Die drei Verzeichnisse fallen nicht zu Lasten des Verfassers.

Leptobasis 102
Leptothrix ochracea 39
Lithoderma 96
Loriella 92, 96
Lyngbya 15
ferruginea 39
majuscula 25
Martensiana 39
ochracea 39

Marssoniella 46, 86
Mastigocladus laminosus 37
Merismopedia 46, 80, 82, 86
convoluta 21, 61
Microcoleus aeruginosus 80
Microcystis 15

Nematoradaisia 89, 90
Nodularia 64, 71, 72, 103, 104
spumigena 27, 103
Nostoc 23, 64, 67, 105, 109, 117
commune 7, 15, 30, 75
ellipsosporum 66
insulare 74
sphaericum 107, 109
symbioticum 109
Nostochopsis 30, 74, 92

Oicomonas 107
Oncobyrsa 11, 90
rivularis 90
Oocystis 111
Oscillatoria 10, 13, 15, 16, 17, 27, 31, 34, 35, 42, 78, 80, 81, 92, 105, 118
acuminata 105
coerulescens 8
cortiana 8
formosa 8
Jenensis 41
Lauterbornei 15
minima 8
putrida 15
rubescens 78
sancta 8, 80
tenuis 8
Oscillospira 1

Paracapsa siderophila 39
Paulinella 115, 116
chromatophora 108
Peliaina 107 115, 116, 117
cyanea 113
Petalonema 32
alatum 33
densum 102
velutinum 33
Phaeodermatium 86
Phormidium 33, 37, 78, 105
favosum 8
luridum 8
persicinum 7
Phycomyces 106
Placynthium 23

Planosphaerula 56
Plectonema Wollei 25
Pleurocapsa 52
minor 48, 90
Polychidium 23
Polytoma 117
Prasinocladus 82
Pulvinularia 92, 96
Pythiogeton ramosum 109

Rhabdoderma 107
Rhizosolenia 107, 108, 110
Castracanei 109
cylindrus 109
hebetata fa. brevispina 109
similis 109
styliformis 109
Temperei 109
Rhodymenia palmata 7
Richelia 107, 108, 110
intracellularis 109
Rivularia 36

Sarcina 82
Schizophyta 1
Schizothrix 33, 87
fucescens 25
Scytonema 33, 39, 98
chiastum 98
crustaceum 37
Julianum 37, 38
Scytonematopsis 98
Solentia 91
Sphenoderia 108
Spirochaete 106
Spirulina 27, 106
Stauromatonema 96
Stichosiphon 49, 51, 54, 64
Stigeoclonium 89
Stigonema 36, 75, 96, 102
minutum 78
ocellatum 15
Symploca muscorum 17
Synechococcus 18, 22, 23, 30, 31, 42, 57, 59, 81, 107
aeruginosus 23, 31, 57
elongatus 22, 23, 62
euryphyes 23
maior 8, 12, 22, 31, 57
Synechocystis 18, 59, 81, 107, 114

Tetrapedia 21, 22, 43
aversa 21
glaucescens 21
Reinschiana 21
Tetrarcus 21
Thiopedia 82
Tildenia 103
Tolypothrix 39, 99
cuculata 102
Elenkinii 75

Xenococcus 49, 90

Verzeichnis der Autorennamen

Acton 3 (Bau von *Chroococcus macrococcus*)
Adanson 78
Agardh 18 (Beginn der morphologischen Erforschung der Blaualgenzelle)
Ahlborn 14 (Gasvakuolen)

Baumgärtel 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten), 8 (Ektoplasten), 9 (Epiplasten und Endoplasten), 10 (offener Zellkern)
Benthey 3
Bharadwaja 27 (Membranschichtung), 31 (Farbstoffbildung in der Membran), 34 (Chemismus der Membran)
Boresch 8 (Farbstoffe, Chlorose), 8 (chromatische Adaptation)
Bornet 18 (morpholog. Studien)
Bornet u. Flahault 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten)
Bornet u. Thuret 15 (Verbreitung der Gasvakuolen), 66, 67 (Keimung der Dauerzellen), 76 (Ringbildung und Hormogonienbildung)
Borzi 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten), 4 (Plasmolyse), 8 (Cyanophycinkörperchen), 18 (morphologische Studien), 55 (vorgetäuschte Längsteilung bei *Chamaesiphon*), 56 (Bewegung ganzer Kolonien bei *Planosphaerula*), 68 (Keimung der Dauerzellen), 69 (Hormocysten), 74 (Funktion der Heterocysten), 81 (Angabe über geschlechtliche Fortpflanzung)
Brand 4 (Glycerinsättigung), 15 (Gasvakuolen), 16 (Konkavzellen), 26 (Membranschichten), 75 (Heterocysten: funktionslos gewordene Fortpflanzungsorgane), 82 (verschiedene Zustände und Außenbedingungen), 106 (Entstehung der Kalyptra an Fadenenden)
Bristol-Roach 67 (Dauer der Keimfähigkeit)
Brown 3
Brunnthaler 26 (Membranschichten), 82 (verschiedene Ausbildungsweisen in ihrer Beziehung zu Außenfaktoren)
Bütschli 9 (rote Körner)

Canabaeus 15 (Gasvakuolen), 16 (Beziehung zwischen Gärung der Cyanophycinkörperchen und Gasvakuolen), 70 (Heterocysten an wenigzelligen Keimlingen), 74 (Funktion der Heterocysten; Heterocysten: Enzymspeicher), 75 (Funktion der Heterocysten)
Chodat 3, 6 (Färbung des Centroplasmas), 8 (Verteilung der Cyanophycinkörperchen), 84 (Bildung der Gallertstiele bei *Gomphosphaeria*)
Chodat u. Malinesco 3
Cholnoky 69 (Membranbeschaffenheit der Hormocysten)
Correns 18 (Aufbau und Wachstum der Zellwand der Blaualgen), 27 (Membranelastizität), 29 (Quellungsfähigkeit der Membran bei *Gloeocapsa*). 31 (Netzstrukturen in der Membran), 78 (Drehungsrichtung bewegter Fäden), 79 (Bewegungserklärung)
Corti 78
Crow 18
Cunha, Goncalves da 3

Dangeard 3 (Bau der Blaualgenprotoplasten), 4 (vakuolenartige färbbare Gebilde), 81 (bewegliche Stadien bei *Gloeochaete*), 109 (Vermehrung von *Gloeochaete* durch Schwärmer)
De Candolle 78
Dehorne 3
Deinega 4 (Chromatophorenfrage)
Delaporte 1 (farblose Blaualgen)

Elenkin 18, 57 (aktive Bewegung von *Synechococcus*)
Elenkin u. Danilow 17 (Gipskristalle)

Engelmann 79 (Bewegungserklärung)
Ercegović 18
Ernst 3

Fechner 79 (Bewegungserklärung)
Feulgen 10 (Nuklealreaktion)
Figini 106 (Querwandnachweis in Fäden)
Fischer 3 (Bau der Blaualgenprotoplasten), 4 (Chromatophorenfrage), 8 (Flußsäureprüfung des Chromatoplasmas), 8 (Glykogen), 10 (Anabaenin), 15 (Gasvakuolen), 40 (Teilungsvorgänge)
Flahault 18 (morphol. Studien)
Fontana 78
Fresenius 78 (Bewegung)
Fritsch 39 (Eisenniederschlag), 66 (Entstehung der äußeren Wandschicht)

Gardner 3, 9 (*α-granules*), 106 (Querwandnachweis in Fäden)
Gavaudan 3
Geitler 3, 18, 22 (Auslösung von Involutionsformen), 23 (unregelmäßige Zellen bei flechtenbildenden Blaualgen), 25 (Beziehung zwischen Zellgröße und Organisation), 45 (*Tetrapedia*-Teilung), 46 (Nannocytenbildung), 48 (Endosporenbildung), 62 (eigenartige, zweidimensionale Zellanordnung bei *Dactylococcopsis*), 64 (Windungen bei Fäden), 68 (Keimung der Dauerzellen), 69 (Chemie der Wandverdickungen), 70 (Heterocysten an wenigzelligen Keimlingen), 75 (Heterocysten: funktionslos gewordene Fortpflanzungsorgane), 75 (Keimung der Heterocysten), 107 (Centroplasma in Cyanellen), 108 (Nachweis der Blaualgennatur für die „Chromatophoren" des Rhizopoden *Paulinella*), 111 (Deutung der blauen Inhaltskörper von *Gloeochaete* als Blaualgen), 111 (Deutung der blauen Inhaltskörper von *Glaucocystis* als Blaualgen), 113 (*Chalarodora*-Blaualgensymbiose)
Gicklhorn 8 (Blauglanz bei Blaualgen)
Glade 67 (Beziehung der Dauerzellbildung zu Außenfaktoren), 69 (Keimungsbedingungen der Dauerzellen)
Goebel 80 (Zoosporen bei Blaualgen)
Gomont 18 (morphol. Studien), 25 (Membran), 33 (Bildung der Scheidensubstanz), 34 (Chemismus der Membran)
van Goor 15 (Gasvakuolen)
Guilliermond 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten), 9 (Metachromatinkörper), 10 (Chromidialapparat)

Hansgirg 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten) 18
Harder 8 (chromatische Adaptation), 23 (Veränderungen der Morphologie in org. Medien, bei Licht- und Nahrungsmangel), 67 (Beziehung der Dauerzellbildung zu den Außenfaktoren), 68 (Keimung der Dauerzellen), 68 (Größe der Keimlinge nach einem Tag), 68 (aus den Dauerzellen bilden sich auch Hormogonien), 69 (Bedingungen der Dauerzellkeimung), 75 (Hormogonien als Keimlinge der Dauerzellen), 78 (gegenläufige Bewegungen bei langen Hormogonien), 78 (Hormogonienbewegung bei *Nostocaceae*), 79 (Bewegungserklärung)
Haupt 3
Hegler 3, 4 (Chromatophorenfrage), 34 (Chemismus der Membranen), 74 (Deutung der Heterocysten als Speicherzellen)
Hieronymus 3 (Chromatophorenfrage), 74 (Deutung der Heterocysten als Speicherzellen), 74 (Funktion der Heterocysten)
Hinze 17 (Schwefeltropfen in Blaualgenzellen)
Hollande 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten)
Hollerbach 75 (Keimung der Heterocysten)
Hoogenraad 108 (Deutung der blauen Inhaltskörper in *Paulinella* als Blaualgen)

Ingen-Housz 78

Jaag 102 (Zugrundegehen der Fadenscheitelzelle und Ersatz durch die subterminale Zelle)

Karsten 108 (*Richelia* in *Rhizosolenia*)
Katsurai 8 (Farbstoffe)
Klebahn 14 (Gasvakuolen)

Klein 34 (Chemismus der Membran), 69 (Chemie der Wandverdickungen)
Knapp 109 (*Geosiphon*-Wirt ein Phykomycet), 109 (Erwerbung des *Nostoc* durch den farblosen Wirt bei *Geosiphon*)
Kohl 3, 4 (Chromatophorenfrage), 9 (Zentralkörper), 16 (Konkavzellen), 17 (Öltropfen in den Zellen von Blaualgen), 34 (Chemismus der Membran), 35 (Plasmodesmennachweis), 69 (Chemie der Wandverdickungen, Verschlußkörper), 74 (Funktion der Heterocysten)
Kolkwitz 27 (Membranelastizität), 31 (körnige Niederschläge in der Membran)
Korschikoff 107 (Struktur der Cyanellen und *Cyanophora*), 109 (Vermehrung von *Gloeochaete* durch Schwärmer)
Krassilnikow 1 (farblose Blaualgen)
Krenner 80 (Bewegungserklärung)
Kützing 18 (Beginn der morphologischen Erforschung der Blaualgenzelle), 78 (Bewegung)
Kylin 31 (Farbstoffe in den Scheiden von *Calothrix*)

Langeron 1 (farblose Blaualgen)
Lauterborn 15 (Gasvakuolen), 79 (Bewegungserklärung), 108 (*Paulinella*)
Lemmermann 15 (Gasvakuolen), 33 (Bildung der Scheidensubstanz)

MacCallum 3
Magnus u. Schindler 8 (Chlorose)
Mameli 34 (Chemismus der Membran)
Marx 3
Massart 3
Meyer, A. 3
Mockeridge 3
Molisch 15 (Gasvakuolen)
Montfort 8 (chromatische Adaptation)
Moreau 3
Mühldorf 118 (Plasmodesmenfrage)
Müller, O. F. 78

Nadson 1 (farblose Blaualgen), 3, 9 (Chromatinkörner)
Nägeli 18 (morphologische Erforschung der Blaualgenzelle), 31 (Membranfarbstoffe), 78 (Bewegung)
Naumann 39 (Eisenniederschläge)
Nees v. Esenbeck 78
Němec 3
Niklitschek 80 (Bewegungserklärung)
Nováček 26 (Membranschichten) 65, (Membranhüllen der Chroococcaceen), 82 (verschiedene Zustände von *Gloeocapsa alpina* in ihren Beziehungen zu Außenfaktoren)

Olive 3

Palla 3, 4 (Chromatophorenfrage)
Panini 34 (Chemismus der Membran)
Pascher 1 (Chlorobakterien), 48 (Endosporenbildung), 52 (Beziehung zwischen der Endosporenbildung und der Zweiteilung der Blaualgen), 53 (aktive, rutschende Bewegung bei Endosporen), 57 (Membranbeteiligung bei Teilung), 107 (Cyanellen, Cyanom, Syncyanose), 107 (Blaualgen in Ciliaten), 108 (Nachweis der Blaualgennatur für die „Chromatophoren" von *Paulinella*), 109 (*Gloeochaete*, Vermehrung durch Schwärmer), 112 (*Cyanoptyche*-Symbiose von Tetrasporale und Blaualge), 113 (*Chalarodora* — Endocyanom), 113 (*Peliaina* — farblose Flagellate mit endosymbiontischen Blaualgen), 114 (*Peliaina* — blaualgenfreie Individuen), 114 (Stoffwechsel und Reservestoffe des farblosen Wirtes von *Peliaina*), 115 (*Cryptella*-Symbiose zwischen Cryptomonade und Blaualge, 115 (Amöben-Endocyanom), 115 (Anordnung der Blaualgen im Wirt), 116 (Beziehung der Bildung von Cyanophycinkörperchen zur Symbiose), 116 (Reservestoffe bei Blaualgen-führenden und Blaualgen-freien Wirtzellen), 117 (Phototaxis bei beweglichen Endocyanomen), 117 (Erwerbung der Blaualgen durch den Wirt), 117 (Auffassung der Endosymbiose der Blaualgen als unvollständige Verdauung)
Penard 108 (Deutung der „Chromatophoren" von *Paulinella* als Blaualgen)

Perfiljew 30 (Stäbchenstruktur der Gallerte bei *Synechococcus*), 57 (Aktive Bewegung bei *Synechococcus*)
Phillips 3, 4 (Chromatophorenfrage), 78 (Bewegung)
Pia 36 (Kalkfällung)
Poljansky u. Petruschewsky 3, 10 (Chromatische Substanz)
Prát 3, 4 (Plasmolyse), 11 (Bedeutung verschiedener Bedingungen für die Plasmastruktur der Blaualgen), 36 (Kalkfällung)
Prell 79 (Bewegungserklärung)

Richter, A. 23 (Einfluß von NaCl-Lösungen auf fädige Blaualgen)
Richter, P. 14 (Gasvakuolen)

Sargent 8 (Chromatische Adaptation)
Saussure 78
Scott 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten)
Setchell u. Gardner 50 (simultane Endosporenbildung), 51 (Bildung der Fußzelle bei *Dermocarpa*)
Skuja 66 (Form der Außenmembran bei *Anabaena lapponica*)
Spearing 80 (Schwärmer bei Blaualgen), 81 (Bewegliche Stadien)
Spratt 75 (Heterocysten: Funktionslos gewordene Fortpflanzungsorgane)
Susski 8 (Chromatische Adaption)
Svedberg 8 (Farbstoffe)
Schaarschmidt 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten)
Schmid, G. 27 (Elastizität der Membran), 31 (Membranporen), 35 (Siebartige Durchlöcherung der Quermembranen), 41 (Ringschwielen), 78 (Drehungsrichtung sich bewegender Fäden), 78 (Länge der Hormogonien), 79 (Bewegungserklärung — longitudinale Kontraktionszellen), 106 (Minimalzahl der Zellen bei Hormogonien), 106 (Nachweis der Querwände in Fäden)
Schmidle 80 (Schwärmer bei Blaualgen)
Schmitz 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten), 34 (Membranwachstum)
Starmach 39 (Eisenniederschlag), 82 (Verhalten der Exosporen)
Steinecke 75 (Keimung der Heterocysten)
Strasburger 34 (Membranwachstum)
Strodtmann 14 (Gasvakuolen)

Teodoresco 7 (Phykoerythrin)
Thuret 18
Tilden 36 (Kalkfällung)
Tunmark 36 (Kalkfällung), 37 (Tuffbildung)
Turkchini 74 (Funktion der Heterocysten)

Ullrich 27 (Elastizität der Membran), 31 (Poren in der Membran), 34 (Chemismus der Membran), 79 Bewegungserklärung)
Ulrich 38 (Bildung von Kalzitkristallen)

Vaucher 78

Wager 7 (Verteilung der Farbstoffe in der Zelle)
Wagner 3
Weber van Bosse 25 (dicke *Lyngbya*-Fäden), 48 (Endosporenbildung)
Wettstein, F. v. 109 (*Geosiphon*)
Wille 3 (Bau des Blaualgenprotoplasten)

Zacharias 3
Zuelzer 106 (Querwandnachweis in Fäden)
Zukal 12 (Keritomie) 80, (Schwärmer bei Blaualgen)

Figurenverzeichnis

Amoebe mit endosymbiontischen Blaualgen 117
Anabaena Azollae (Gasvakuolen) 16
circinalis (Photo) (ungleichmäßige Gallertausscheidung bei einer schraubig gewundenen hormogonalen Alge 30
(Protoplastenbau) 6
Cycadeae (Bildung kleiner Vermehrungszellen in Heterocysten) 71
Involutionsformen bei einer endophytischen Blaualge) 22
echinospora (Dauerzellbildung) 65
variabilis (Heterocystenkeimung) 73
Anabaenopsis Arnoldii (paarweise Entstehung von Heterocycten) 71
Dauerzellbildung 65
Aphanothece bullosa var. *maior* (normale Zellteilung) 47
(aufeinander folgende Stadien der Nannocytenbildung) 48
caldariorum (aufeinander folgende Stadien der Nannocytenbildung) 47

Brachytrichia Balani (V-artige Verzweigungen) 99

Calothrix confervicola (Hormogonienbildung) 77
Chalarodora azurea (Endosyncyanose) 112
Chamaesiphon curvatus (Exosporenbildung) 53
fuscus (Koloniebildung und Einzelsporangien, Stockwerkkolonien) 55
oncobyrsoides (Habitusbild, Einzelsporangien) 82
polymorphus (abnorme endogene Bildung von „Exosporen") 54
siderophilus (Eisenspeicherung in der Membran) 39
subglobosus var. *maior* (Exosporenbildung) 53
Chroococcus schizodermaticus var. *incoloratus* (Kolonie, Gallertschichten, Abwerfen der Gallertschichten) 33
tenax (Teilungsrichtung) 60
turgidus (aufeinander folgende Stadien der Teilung, Koloniebildung) 42
(Photo) Teilungsstadien) 43
Cryptella cyanophora (Endosyncyanose) 115
Cyanophora (Zellen, Teilung und Cysten) 116
Cyanoptyche gloeocystis (Endosyncyanose, kombiniertes Oberflächenbild, optischer Schnitt) 111
(Zwei zweizellige Kolonien) 111
(Schwärmer) 112
Cyanostylon cylindrocellulare (Gallertstiele) 84
Cylindrospermum alatosporum (Dauerzellbildung) 65
stagnale (Heterocysten, Dauerzellen, Tüpfelverbindung) 68

Dactylococcopsis fascicularis 24
fascicularis fa. *solitaria* (Zellform) 24
raphidioides (Zellform) 24
linearis (Koloniebildung, Vorbeiwachsen der Tochterzellen) 61
Dermocarpa chamaesiphonoides (partielle Endosporenbildung) 50
clavata var. *aquae-dulcis* (partielle Endosporenbildung) 50
protea (Endosporenbildung) 49
xenococcoides (Endosporenbildung) 49
Desmosiphon maculans (Planokokkenbildung) 54
Dichothrix gypsophila (Darstellung der aufeinander folgenden Abschnitte eines Fadens) 101
Doliocatella formosa (Tüpfelverbindung zwischen den Einzelzellen) 35

Endonema (Schema über die Beziehung zwischen Endosporenbildung und Zweiteilung) 58
moniliforme (Bildung vieler Endosporen) 51
(Bildung weniger Endosporen) 52
Eucapsis alpina var. *maior* (Koloniebildung) 44

Fischerella muscicola (Hormogonienbildung) 76
reptans (Tüpfelverbindung) 35

Geosiphon pyriforme (Habitusbild und Mikrotomschnitt) 109
Glaucocystis Nostochinearum (achtzellige Kolonie, Cyanellen) 110
(einzelne Blaualgen) 110
Gloeocapsa aeruginosa (Protoplastenbau) 6
alpina (Bau der Kolonie) 26
(verschiedene Entwicklungsstadien der Kolonien mit Dauerzellen) 83
compacta (einseitige Membranbildung) 84
Gloeochaete Wittrockiana (zweizellige Kolonien) 110
(achtzellige Kolonien) 110
Gloeothece caldariorum 47
inconspicua (siehe *Aphanothece*)
rupestris var. *maior* (Bau der Kolonie) 26
rupestris var. *tepidariorum* (Teilungsrichtung, Koloniebildung) 60
Gloeotrichia echinulata (Vakuolenbildung) 12
intermedia (Chromidialapparat) 7
pisum (Junge Fäden mit intercalarer Wachstumszone) 100
Raciborskii var. *Lilienfeldiana* (Dauerzellbildung am Grunde der Fäden, Scheidenbildung) 69
Gomphosphaeria aponina (Vierergruppen in Kolonien) 44
aponina var. *cordiformis* (polar gebaute Zellen) 24
lacustris (Gallertschichtbildung an den Zellen) 84

Hapalosiphon fontinalis (Tüpfelverbindung) 35
hibernicus (Verschiedener Aufbau der Fäden in verschiedenen Teilen des Lagers) 63
Hormathonema violaceonigrum (endolithische Lebensweise) 90
Hyella caespitosa (Fadenbau chamaesiphonaler Blaualgen) 27
(in Muschelschalen lebende Cyanophycee, Thallusformen) 88
fontana var. *maxima* (Kriechfäden in Sporangienbildung) 89

Leptopogon imbricatus (Hormocystenbildung) 70
Loriella osteophila (Thallusaufbau) 91
Lyngbya ferruginea (Eisenspeicherung in der Membran) 39
majuscula (Fadenstücke in hoher und niederer Teilungsfrequenz) 105
(Fadenpilz innerhalb der Scheide, wächst in steiler Schraubenlinie) 105
stagnina (leeres Scheidenende schraubig aufgerissen) 105

Marssoniella elegans (polar gebaute Zellen) 24
Merismopedia convoluta (Photo) (Gleichzeitigkeit der Zellteilungen in den tafelförmigen Kolonien) 45
glauca (Gleichzeitigkeit der Zellteilungen in den tafelförmigen Kolonien) 44
punctata (Zellteilungen in den tafelförmigen Kolonien, Gleichzeitigkeit der Zellteilungen) 44
Myxohyella (Hyella) socialis (Endophytismus) 87

Nematoplaca incrustans (Thallusaufbau) 94
Nematoradaisia Laminariae (Endosporenbildung) 49
Nostoc aus *Polychidium muscicola* (Involutionsformen) 22
freilebend (Vergleich der Zellen freilebender Arten mit den Zellen symbiontischer Formen) 22
carneum (Vergleich der Zellen freilebender Arten mit den Zellen symbiontischer Formen) 104
commune (Gallertscheide einer hormogonalen Blaualge) 30
(Stauchungswachstum der Fäden aus einem periph. Lagerteil) 64
(Heterocystenkeimung) 73, 104
ellipsoideum (Heterocystenkeimung) 73
ellipsosporum (Dauerzellen und ihre Keimung) 67
(Heterocystenkeimung) 73
(Fadenverjüngung bei den Heterocysten) 104
Linckia (Gasvakuolen) 16
(Heterocystenkeimung) 73

Nostoc punctiforme (Hormogonienbildung, Thallusbildung durch Verbreiterung der Zellen und gestauchtes Wachstum mit Scheidenbildung) 63
(Keimung der Dauerzellen) 66
symbioticum 109
verrucosum (Chromidialapparat) 5
Nostochopsis lobatus (Gallertlager und Lageraufbau) 95
(Einzelbilder aus dem Thallus) 96
(Verzweigungszonen, Hormogonienbildung, Thallusbildung aus einem Hormogonium) 97

Oncobyrsa rivularis (Thallusbildung) 85
Onkonema compactum (Keimlinge und mehrschichtige Thalli) 85
Oscillatoria sp. (Spiralbau der Protoplasten) 9
acuminata var. *longeattenuata* (Endzellen) 104
Borneti (Keritomie) 13
(Fadenstück, Fadenende, Querwandbildung und Querwandanlage) 42
Jenensis (Membranporen) 33
(doppelt brechende Querwände) 34
sancta (Chromatoplasma) 4
(kriechende Fäden) 79
tenuis (Protoplastenbau) 6
(Chromidialapparat) 7

Paulinella chromatophora (Endosyncyanose) 108
Peliaina cyanea (mit mehreren Blaualgen) 113
(mit einer Blaualge) 113
(einzelne Blaualgen herausgequetscht und in Teilung) 113
(Teilung des Wirts, Aufteilung der Blaualgen) 114
(Blaualgen, freie Form) 115
Petalonema alatum (Membranscheide) 32
densum (Astenden mit Spitzenwachstum und Scheitelzelle, Ersatz der Scheitelzelle durch subterminale Zelle) 102
velutinum (Scheidenform) 28
Phormidium ambignum (var. *maior*) (Gasvakuolen) 16
Plectonema Wollei (Spiralbau des Protoplasten) 9
Pleurocapsa minor (krustenförmiger Thallus) 87
Porphyrosiphon Notarisii (Scheidenform) 29
Pulvinularia suecica (Thallusaufbau) 91

Radaisia epiphytica (Endosporenbildung) 49
Radaisiella (Radaisia) subimmersa (Endophytismus) 87
Rhabdoderma Gorskii (Vierergruppen in Kolonien) 44
Richelia intracellularis in *Rhizosolenia* 108
Rivularia haematites (querwandständige Vakuolen in den Haarzellen) 12
(Kalkfällung in den Gallertlagern) 37
hospita (Vertikalschnitt des Thallus, Anordnung der Seitenäste) 100
pisum (Protoplastenbau) 6
polyotis (Junge Fäden mit interkalarem Wachstum) 100

Schizothrix rubella (Scheidenform) 28
fuscescens (Scheidenform) 28
Scytonema spec. (Chromidialapparat) 5
Scytonema (Scheinverzweigung durch Schlingenbildung) 98
crustaceum (Schlingenbildung) 98
Hofmanni (paarige Seitenäste) 99
Julianum (Kalkinkrustation der Scheide, Kristallskelett) 28
myochrous (Scheidenform) 28
(Scheitelzelle, Spitzenmembran) 101
Willei (Entstehung der Schlingen) 98
Siphononema polonicum (Fadenbau der Chamaesiphonalen) 59
Solentia foveolarum (endolithische Lebensweise) 90
Spirulina Jenneri (Chromidialapparat) 7
subsalsa var. *crassior* (dicht schraubig gewundene Fäden) 105

Stauromatonema minutissimum (Aufbau des krustenförmigen Lagers) 94
Stichosiphon regularis (Entwicklungsstadien und Sporenbildung) 50
Stigonema hormoides var. *crassivaginatum* (Tüpfelbildung) 35
mamillosum (Scheitelzellwachstum, Fadenbildung, Auflösung des Fadens in Zellgruppen) 62
(Scheitelzelle und Spitzenwachstum) 91
minutum (Hormogonien und Zerfall in Teilhormogonien) 79
ocellatum (Gasvakuolen) 14
vermiculare (Thallusentwicklung und Thallusbau) 93
Synechococcus elongatus (Involutionsformen) 20
maior (Involutionsformen) 20
(aufeinander folgende Stadien der Zellteilung) 41
(Schema der Bewegung) 56
Synechocystis crassa var. *maior* (aufeinander folgende Stadien der Zellteilung) 40

Tetrapedia gothica, *crux Michaeli*, *morsa* (Zellformen) 19
Tetrarcus Ilsteri (Vierergruppen in Kolonien) 44
Tolypothrix cucullata (Chromatoplasma) 4
(Fadenbau hormogonaler Blaualgen) 27
(Scheitelzelle, Umwandlung in Gallertkappen, Scheitelzellenersatz) 102
lanata (Plasmodesmen) 35
tenuis (Chromidialapparat) 7

Westiella lanosa (Hormocystenbildung und Keimung) 70

Sachregister

Adaptation, chromatische 8
Anabaenin 10
Apposition 32
Assimilationsapparat der Blaualgen 3ff.
Astbildung 86, 92ff.
Außenfaktoren
— Beziehung zur Gasvakuolenbildung 15
— Einfluß auf die Kalkfällung 37
— Einfluß auf die Koloniebildung von Gloeocapsa 82

Bau der Blaualgenzelle: theoretische Deutung 10, 17, 43
Bewegung
— einzelliger Endosporen 52
— ungerichtete B. einzelliger Blaualgen 57
— von Oscillatoria und der Hormogonien 75ff.
Blauglanz bei Oscillatorien 8
Blastoparenchym 89
Bündelbildung durch Verklebung aufrechter Fäden 103

Centralkörper 10
Centroplasma 5, 9, 17
Chamaesiphonalenfäden, Mehrreihigkeit 87
Charakteristik der Blaualgen 1
Chemismus der Zellwand und der Scheiden 34
Chlorophyll 7
Chlorose bei Cyanellen 8, 111
Chromatinkörner 9
Chromatophor und Verwendung dieses Begriffes bei Blaualgen 4
Chromatophorenfrage 1, 5ff.
Chromatoplasma 5ff.
— Verhalten bei der Zweiteilung 40
Chromatische Adaptation 8
Chromatische Substanz 9, 10
Chromidialapparat 5, 9, 10
Chroococcalen als Endosymbionten 108, 110ff.
Cyanellen 106ff.
Cyanophycinkörner 5, 8, 9, 23

Dauerzellen 18, 64
Diatomeen als Blaualgenwirte 108
Dichotomie 87, 92
Dimorphismus der Fäden 91, 92
Durchlöcherung der Quermembranen bei fädigen Blaualgen 36

Einzelligkeit bei Blaualgen 81
Einschlüsse der Blaualgenzelle 7ff.
— der Blaualgenzelle, gelegentliche 17
Eisenfällung 38
Eiweißkristalle in Blaualgenzellen 17
Ektoplasten 5, 8, 9, 23
Ektosyncyanosen 107
— *Oicomonas* mit *Chroostipes* 107
Elastizität der Eigenmembranen von Fadenzellen 27
Endocyanome 106ff.
— Anordnung der Blaualgen in Endocyanomen 117
— Entwicklung, phylogenetische der E. 117
— Phototaxis bei E. 117
— Stoffwechsel der E. 116
— Wiederholung der Blaualgenaufnahme 117
— Wirte der E. 107ff.
— Ernährung, organische von E. 109
Endosymbiosen von Blaualgen in anderen Organismen 107ff.
— Deutung der E. als nicht zu Ende geführte Verdauung 117
Endophyten unter den Blaualgen, Thallusaufbau 91
Endoplasten 9
— Verflüssigung der E. 12
Endosporen 48
— Bewegung 52
— Beziehung zur Zweiteilung 52
— Bildung 50, 51
— Entleerung 52
Epiphytismus bei *Richelia* 109
Endzellen bei unverzweigten Hormogonalen 104, 105
— als Scheitelzellen 90
— Veränderungen der E. bei Oscillatorien 105
Epiplasten 9
Evektion 187
Exosporen 53, 81
— Bildung der E. 53
— Deutung der E. 54

Fadenausbildungen
— Andeutung von F. bei Chroococcalen 86
— der Chamaesiphonalen 86
— der Hormogonalen 92
— dichotome 92
— festgewachsene Fäden 86

Fadenausbildungen
— keulenförmige Fäden 101
— Mehrreihigkeit der Fäden bei Chamaesiphonalen 87
— Mehrreihigkeit der Fäden bei Hormogonalen 92,
— mit Plasmodesmen 86
— ohne Plasmodesmen 86
— scheindichotome 87
— Scheinverzweigung 96
— Scheitelzellwachstum 92
— seitlich verzweigte 86
— Verzweigungstypen 86ff.
Fadenenden 105
Fadenzellen bei Hormogonalen 27
Farbstoffe
— des Plasmas 7ff.
— der Membranen 27, 31
Farblosigkeit bei Blaualgen 1
Färbung der Blaualgen 8
Flagellaten als Blaualgenwirte 113—116
Flußsäuremethode zur Chromatophorendarstellung 6
Formänderung von Blaualgen in Flechten 23
Formwechsel 39ff.
Fragmentation 56
Fuscochlorin 31
Furchung 39

Gallertstiele 84
Gallerten 25ff.
Gasvakuolen 14ff.
Gelbfärbung der Blaualgen 8
Geschichte der Blaualgencytologie 2
— der morphologischen Erforschung der Blaualgenzelle 18
Geschlechtliche Fortpflanzung bei *Anabaena torulosa* 81
Gipskristalle 17
Gloeocapsin 31
Glycerinsättigung 4
Glykogen 8, 9
Glykoproteide 5, 9
Gonidien 19, 56
— Beziehung zwischen Gonidienbildung und Fragmentation 56
Größenschwankungen der Blaualgen während d. ontogenetischen Entwicklung 25
Grundtypus der Blaualgenzelle 17

Haare 12, 101ff.
Haftscheiben 22
Hauptfaden 98, 99
Heterocysten 18, 70
— -funktion 74
— Beziehung zwischen Scheinverzweigung und Heterocysten 29
— Keimung 72
— Konstanz des Abstandes der Heterocysten bei unverzweigten Hormogonalen 103
— Lokalisation der Heterocysten bei unverzweigten Hormogonalen 104

Hormocysten 18, 69
Hormogonalen
— Ähnlichkeit mit chamaesiphonalen Typen 16
— Endocyanosen 107
— Interkalares Wachstum bei 103
— Simultane Teilung bei 103
Hormogonien 19, 75ff.
— Bewegung der Zellen 78, 106
Hormosporen s. Hormocysten

Imbibitionsfähigkeit gallertiger Blaualgenmembranen 29
Intussusception 34
Involutionsformen 22
Jugendstadien (vgl. auch „Keimung")

Kalkbildung 36—38
Karotinoide 7, 8, 12, 71
Keimung der Dauerzellen 67, 68
— der Heterocysten 72
— der Hormocysten 70
Keritomie 12
— Unterschied zwischen Vakuolisation 13
Kern
— Begriff 2, 10
— -Cytoplasmaorganisation bei Algen 2
Kolonien 81ff.
— Bäumchenformen bei *Chamaesiphon* 81
— Bildung durch regelmäßigen Wechsel der Teilungsrichtung 82
— Netzartige Typen 82
— Zwischenformen zwischen Einzellern und Kolonien 81, 86
Konvergenzen in der Koloniebildung bei Blau- und anderen Algen 86
Konkavzellen 16
Körner, rote 9
Kontraktionswellen bei Oscillatorien 79
Kristalle
— Eiweißkristalle 17
— Gipskristalle 17
— Kalkkristalle 37
Kristallskelette 37
Krustenthallus 89ff.

Lichtreflexe bei kriechenden Fäden 79

Mehrreihigkeit der Fäden 87, 92
Meristeme 97, 101
Membran, Allgemeines 25, 82
— Beziehung zur Teilung 57
— Beziehung zur Endosporenbildung 57
— Beziehung zur Zweiteilung 40
— Chemismus 34
— Elastizität 27, 78
— Farbstoffe der Membran und ihre Verteilung 31
— Gallerten 25
— Poren 35ff.
— Schichtung 27ff., 82
— Tüpfel 35
Membranscheiden 26ff.
Membranwachstum 32, 40, 57, 58